Untersuchungen zur Kennzeichnung von Gasschäden an Marchantia polymorpha mit Hilfe von Leitfähigkeits-und Gasstoffwechselmessungen

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Oskar Grözinger
aus Stuttgart

1974

74 135

Untersuchungen zur Kennzeichnung von Gasschäden an Marchantia polymorpha mit Hilfe von Leitfähigkeits-und Gasstoffwechselmessungen

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Oskar Grözinger
aus Stuttgart

1974

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung:	21. Februar 1974
Dekan:	Prof. Dr. D. Sperlich
1. Berichterstatter:	Prof. Dr. S. Winkler
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. B. Schwemmle

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. S. Winkler am Institut für Biologie, Lehrbereich Spezielle Botanik, der Universität Tübingen durchgeführt.

Für die Überlassung des Themas, die wertvollen Anregungen und großzügige Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit danke ich Herrn Prof. Dr. S. Winkler.

Den Mitarbeitern des Lehrbereichs Spezielle Botanik danke ich für die gute Zusammenarbeit.

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

EINLEITUNG 1

MATERIAL UND METHODE

1 Aufbau der Meßapparatur 3

2 Leitfähigkeitsmessung 7

3 Material und Vorbehandlung 11

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1 Zellmodell 17

2 Temperaturabhängigkeit der Leitfähigkeit 22

3 Dauerversuch 24

4 Nichtionisierende Schadgase 25

- Begasung mit Formaldehyd 25

- Begasung mit Propan 29

5 Begasung mit SO_2 30

a Einfluß verschiedener SO_2 Konzentrationen 32

b Zeitverhalten der SO_2 Schädigung 35

c Temperatureinfluß 37

6 Begasung mit NO_2 44

a Verschiedene Konzentrationen 45

b Regenerationsverhalten 47

c Temperatureinfluß 50

d Anpassung und Schadensverhinderung 55

e Zeitverhalten und Art der Assimilationsschädigung 57

ZUSAMMENFASSUNG 59

LITERATURVERZEICHNIS 62

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546514_0091

EINLEITUNG

Ökologische Fragen werden heute von vielen Warten aus betrachtet. Sie sind durch das natürliche Interesse des Menschen an seinen Überlebenschancen in einer künstlich geschaffenen Umwelt in den Blickpunkt der Öffentlichkeit geraten (WINKLER 1973).
Die Umweltforschung befaßt sich mit den Lebensbedingungen des Menschen und deren Veränderungen durch menschliche Eingriffe (DFG 1973). Der Begriff "Lebensbedingungen" beinhaltet die Teilsysteme Atmosphäre, Erdoberfläche und Ozeane mit ihren natürlichen Lebensgemeinschaften und deren Wechselwirkungen. Nur durch interdisziplinäre funktionale Umweltforschung können die Folgen von Umweltbelastungen beurteilt werden. Wie ELLENBERG (1973) betont, sollten die dringendsten unter den noch ungelösten Problemen durch konzentrierte Grundlagenforschung angegangen und so weit gelöst werden, daß überzeugend begründete Abhilfemaßnahmen eingeleitet werden können.

Die Zusammensetzung der natürlichen Atmosphäre ändert sich ständig unter dem Einfluß der Zivilisation. Die Veränderungen wirken sich empfindlich auf die Pflanzenwelt aus, da bei Pflanzen sowohl die Assimilations- als auch die Dissimilationsprozesse von der umgebenden Luft abhängen.
Erschwerend kommt hinzu, daß die einzelnen Pflanzen in der Regel an einen festen Standort gebunden sind. Sie können deshalb einer ungünstigen Umgebung nicht ausweichen.
Die Pflanzen haben sich im Laufe der Erdgeschichte auf die natürliche Atmosphäre eingestellt. Jegliche Anpassung von Organismen verläuft sehr langsam über die Evolutionsfaktoren Mutation und Selektion. Die derzeitigen Änderungen der zivilisatorischen Einwirkungen

stellen durch ihr Ausmaß und ihre Dynamik eine ernsthafte Bedrohung der Pflanzen dar.
Es ist für die Menschen lebensnotwendig, daß sie die Grenzen nicht überschreiten, die ihrer Lebensgrundlage, den Pflanzen, gesetzt sind. Um Grenzen beachten zu können, müssen sie bekannt sein.
Das Ziel dieser Arbeit ist deshalb, einen Beitrag zur Kenntnis dieser Grenzen zu leisten. Es soll versucht werden, Grundlagen hinsichtlich der Wirkung der Luftverschmutzung auf pflanzliche Organismen mit Hilfe von Funktionsanalysen zu erarbeiten.
Mit elektrischen Leitfähigkeitsmessungen und mit CO_2 Gasstoffwechselmessungen wurde die Einwirkung verschiedener Schadgase, vor allem SO_2 und NO_2, auf Marchantia polymorpha untersucht. Marchantia polymorpha wurde hauptsächlich aus Gründen ihres Bauplanes gewählt. Sie ähnelt im Bau dem Laubblatt der Kormophyten, ohne jedoch deren hochentwickelte Regelmechanismen zu besitzen. Es können daher mit Hilfe dieser Pflanze grundlegende Erkenntnisse über die Wirkungen von Schadgasen auf zellulärer Ebene gewonnen werden. Diese Erkenntnisse sind von Nutzen für die Interpretation der komplexen Verhältnisse bei höheren Pflanzen.

MATERIAL UND METHODE

1 Aufbau der Meßapparatur

Aufgabe der Apparatur war die langfristige, kontinuierliche Messung von elektrischer Leitfähigkeit, Assimilation und Atmung unter Einwirkung von Schadgasen bei verschiedenen Temperaturen und Beleuchtungen (Abb. 1).

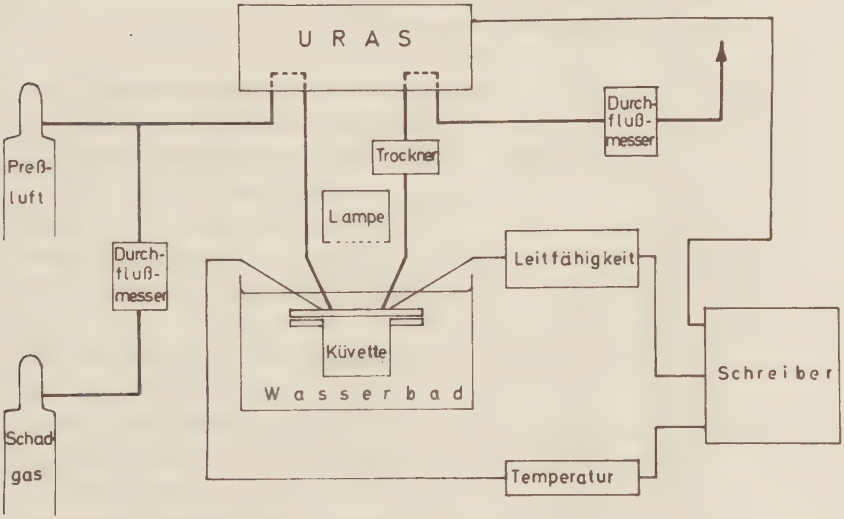

Abb. 1: Schematischer Aufbau der Apparatur.

Für die Messungen wurde Preßluft aus Stahlflaschen verwendet. Eine Flasche reicht für ca. 250 Meßstunden. Preßluft hat den Vorteil, daß die Pflanzen für die gesamte Dauer eines Versuchs immer exakt gleiche CO_2 Konzentrationen geboten bekommen. Tagesperiodische oder sonstige Schwankungen im CO_2 Angebot sind dadurch ausgeschlossen. Die durch die Anlage strömende Luft wird mit einem Feinregelventil an der Preßluftflasche eingestellt. Der Durchfluß beträgt normalerweise 10 l/h.

Der Durchfluß wird am Ende des Gasweges durch einen Schwebekörperflußmesser von Rota mit Anzeigebereich 2 - 23 l/h gemessen.

Als Schadgase wurden hauptsächlich Prüfgase mit Analysencertifikat von Messer-Griesheim verwendet:
SO_2: 180 Vpm in Luft
NO_2: 4 560 Vpm in Luft
Die vom Hersteller angegebenen Toleranzen betragen $\pm$ 2%. Die Stabilitätsgarantie für die Zusammensetzung beträgt wenigstens 6 Monate.

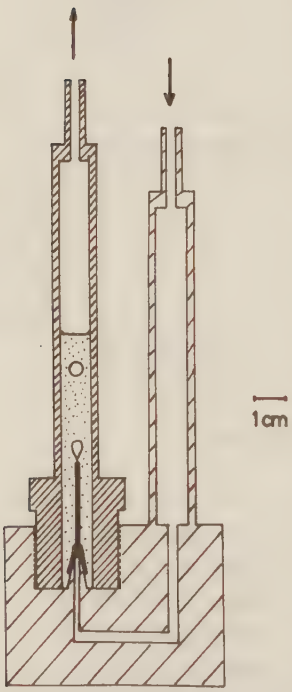

Abb.2: Gasblasenzähler

Das aus den Stahlflaschen kommende Schadgasgemisch wird über ein Feinregelventil und einen Gasblasen - Durchflußmesser dosiert und der Meßluft am Anfang des Gasweges beigemischt (Abb. 2).

Der Gasblasen - Durchflußmesser verwendet das Prinzip, daß Gas, das in geringen Mengen in eine Flüssigkeit ausströmt, in Blasen die Austrittsöffnungen verläßt. Das Volumen der Gasblasen hängt dabei hauptsächlich von der Art und der Temperatur der Flüssigkeit und vom Durchmesser der Austrittsöffnung ab.

Füllflüssigkeit ist Paraffinöl. Paraffinöl reagiert nicht mit den hindurchströmenden Schadgasen. Das Gerät befindet

sich in einem thermostatisierten Wasserbad, um das Paraffinöl immer auf gleicher Temperatur zu halten. Das Volumen V_B der einzelnen Gasblasen ist aus einer vorangehenden Eichmessung bekannt. Durch Abzählen der Anzahl n der pro Zeiteinheit t aufsteigenden Gasblasen vom Volumen V_B ergibt sich der Durchfluß I zu:

$$I = \frac{n \cdot V_B}{t}$$

Der Durchfluß kann in einem weiten Bereich von ca. 25 - 1 000 cm^3 /h verändert werden. Er läßt sich um so exakter bestimmen, je genauer $\frac{n}{t}$ ermittelt wird. Die Langzeitstabilität hängt ausschließlich vom Feinregelventil an der Schadgasflasche ab. Bei ausreichender Überwachung liegen die Durchflußschwankungen unter $\pm$ 5%.

Assimilation und Atmung der Pflanzen werden mit einem URAS (Ultrarotabsorptionsschreiber) mit strömendem Vergleichsgas von Hartmann und Braun gemessen. Querempfindlichkeiten gegnüber den ebenfalls vorhandenen Schadgasen treten nicht auf. Der in der Küvette entstehende Wasserdampf wird vor Eintritt in den Meßzweig des URAS in einem mit $CaCl_2$ gefüllten Trockner gebunden.

Als registrierendes Leitfähigkeitsmeßgerät stand ein auf dem Wheatstone - Brücken - Prinzip beruhendes Gerät CONDUCTOLYSER von LKB zur Verfügung. Das Funktionsprinzip zeigt Abb. 3.
Das über abgeschirmte Kabel angeschlossene Pflanzengewebe (1) stellt einen der vier Widerstände R der eingebauten Wheatstonebrücke dar. Die Brücke wird mit der in (3) erzeugten Wechselspannung von 2 000 Hz betrieben. Wird die Brücke durch R_{Pf} verstimmt, so tritt zwischen A und B eine Spannungsdifferenz auf. Diese sehr geringe Wechselspannung wird in (4) verstärkt und in (5) phasenempfindlich gleichgerichtet. Dabei entsteht eine Gleich-

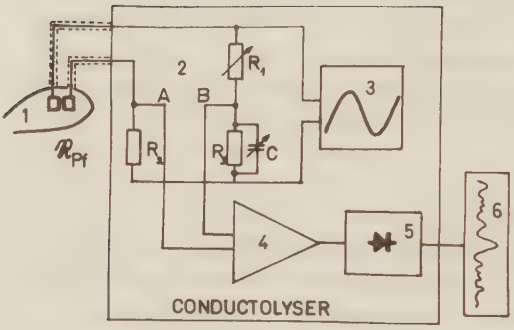

Abb. 3:
Aufbau des registrierenden Leitfähigkeitsmeßgerätes: CONDUCTOLYSER

spannung, die dem rein ohmschen Anteil R_{Pf} des kapazitätsbehafteten Widerstandes $\mathcal{R}_{pf}$ entspricht. R_{Pf} wird auf dem Schreiber (6) aufgezeichnet. Eine gleichzeitige Kapazitätsmessung ist mit dem Gerät nicht möglich.

Zur Kapazitätsmessung wird eine Transformatorarmbrücke von Wayne - Kerr Modell B 201 verwendet. Das Gerät wird von Hand abgeglichen. Man kann damit punktweise neben der Kapazität auch den ohmschen Widerstand sehr exakt messen.
Ein Problem bilden die Leitungskapazitäten. Selbst kurze unabgeschirmte Leitungen ergeben Fehler. Als Verbindungsleitungen zwischen den Leitfähigkeitsmeßgeräten und der Küvette durften deshalb nur abgeschirmte Kabel verwendet werden.

Beleuchtet wurde mit einer Metalldampflampe HQIL 400 W - 70 von Osram. Diese Lampe hat ein kontinuierliches, dem normalen Sonnenlicht sehr nahe kommendes Spektrum. Betrieben wurde die Lampe über eine Schaltuhr, die in Schritten von 15 Min schalten konnte.
Die Beleuchtungsstärke betrug meist 10 000 Lux. Mit der selben Lampe konnten Beleuchtstärken bis 100 000 Lux erreicht werden.

Die Temperatur wurde mit NTC Meßfühlern (17C 4K) aufgenommen und auf einem Punktdrucker registriert.

Die Aufzeichnung der anfallenden Daten von URAS und Conductolyser erfolgte mit einem Zweikanalschreiber Servogor 2S von Metrawatt. Ablesegenauigkeit ca. 0,2%. Die Registrierung der Temperatur erfolgte mit einem Punktdrucker Linseis Linocod 12. Ablesegenauigkeit ca. 0,5%.

2 Leitfähigkeitsmessung

Wird an Materie Spannung angelegt, so bewegt sich elektrische Ladung und es fließt ein Strom. Das Verhältnis von angelegter Spannung U und daraus resultierendem fließendem Strom I nennt man elektrischen Widerstand R (vgl. Ohmsches Gesetz).

$$R = \frac{U}{I} \qquad (1)$$

Meist mißt man nicht das Verhältnis $\frac{U}{I}$, sondern man mißt das Verhältnis $\frac{I}{U}$. Man ermittelt den sich bei fest vorgegebener Spannung U einstellenden Strom I. Den Kehrwert des Widerstandes nennt man Leitwert oder Leitfähigkeit G.

$$G = \frac{1}{R} = \frac{I}{U} \qquad (2)$$

Man untersucht also nicht wie bei (1), welcher Widerstand R beim Fließen eines fest vorgelegten Stromes von einer entsprechend anzulegenden Spannung überwunden werden muß, sondern man geht aus meßtechnischen Gründen meist umgekehrt vor. Man untersucht (2), welcher Strom bei fest vorgegebener Spannung geleitet wird.
Im hier vorliegenden Fall wird die Spannung über Leitpastenelektroden an lebendes Gewebe angelegt. Die auftretenden Ströme waren bei den verwendeten Geräten so klein, daß keine irgendwie gearteten Beeinträchtigungen

der Zellfunktionen zu beobachten waren.
Man hat damit eine Methode, um fortlaufend und beliebig lange gewisse Zelleigenschaften zu untersuchen, ohne daß die Zellen durch die Messung in ihrer Funktion beeinträchtigt werden.

Die Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit in pflanzlichen Geweben wurde ursprünglich (OSTERHOUT 1922, PAECH 1941) zur Untersuchung der Plasmapermeabilität verwendet. Hier und bei späteren Anwendungen, etwa zur Abschätzung der Vitalität der Unterlagen von Apfelbäumen (TAPER und LING 1961), zur Messung von Temperaturschäden (GLERUM 1962 und HENZE 1967) und zur Kontrolle der Bewässerung (BOX und LEMON 1958, NAMKEN und LEMON 1960, KREEB 1963) wurden stets Stechelektroden verwendet, die das Gewebe verletzen und so Störungen verursachen müssen.
Erst die Verwendung von Silberleitlösungen (KREEB 1966) ermöglichte es, am unverletzten Blatt zu messen.
Noch günstiger, d.h. ohne Nebenwirkungen für die Pflanze, als die in der Elektroindustrie verwendeten Silberlösungen sind Silberleitpasten aus Dispersionskleb und Silberpulver (WALTER und KREEB 1970).
Die hier verwendete Kontaktsubstanz wurde in Anlehnung an die letztgenannte Methode hergestellt. Es stellte sich jedoch heraus, daß das angegebene Mischverhältnis nicht immer eine ausreichende Leitfähigkeit aufwies. Es wurde deshalb eine streichfähige Paste unter Zugabe von Wasser hergestellt, aus 5 Teilen Silberpulver D 12 von Degussa und 1 Teil Mowilith DM 21 (Dispersionsfarbengrundlage) von Hoechst.
Mit dieser Paste wurden dann meist kleine Rechteckelektroden mit einem Elektrodenabstand von 1 - 2 mm auf der Thallusmitte der Pflanzen aufgetragen.
Eine Verwendung der komplizierten Ringelektroden, wie sie bei Kormophytenblättern von KREEB (1966) angewandt

wurden, erwies sich als nicht nötig.
Die Marchantien besitzen in der Horizontalen keine Vorzugsrichtung durch Leitbündel oder ähnliches. Sie verhalten sich bei kleinen Elektroden hinsichtlich der Stromleitung ziemlich isotrop.

Sowohl die Elektroden (vergleichbar kleinen Kondensatorplatten) als auch der Zellaufbau selbst zeigen kapazitives Verhalten. Das mit Kontakten versehene Gewebestück stellt also eine Impedanz dar, das heißt, einen komplexen Widerstand, der durch Kombination eines ohmschen Widerstandes mit einer Kapazität entsteht.
Das Ersatzschaltbild der hier verwendeten Leitfähigkeitsmeßstrecken zeigt Abb. 4 (Vgl. hierzu KOHLRAUSCH 1968, OEHME 1961, KIRMAIER und REIS 1973).

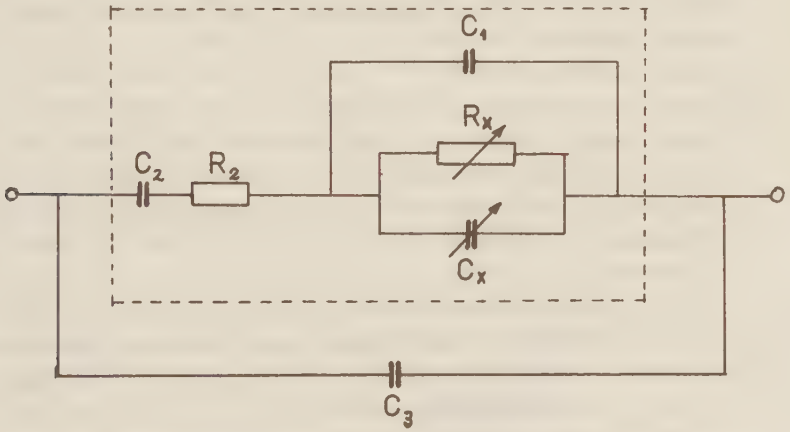

Abb. 4: Ersatzschaltbild der Leitfähigkeitsmeßstrecken

Die Kapazität C_1 entsteht dadurch, daß die Kontakte im Bauprinzip einem Plattenkondensator ähneln. C_1 ist abhängig von der Größe und vom Abstand der Kontakte. Da die Geometrie während einer Messung nicht verändert wird, bleibt C_1 während der ganzen Messung konstant.

Die Kapazität C_2 wird als Polarisationskapazität bezeichnet. Zusammen mit dem Polarisationswiderstand R_2, der vernachlässigbar klein ist, beschreibt sie die an den Elektroden auftretenden Polarisationsphänomene. C_2 ist abhängig von der Frequenz der angelegten Meßspannung.
C_3 ist durch die äußeren Zuleitungen zur Meßstelle bedingt. Bei den hier durchgeführten Messungen wurden nur abgeschirmte, kapazitätsarme Koaxialkabel verwendet, so daß C_3 vernachlässigbar klein war.

Die durch den Meßaufbau bedingten Kapazitäten C_1 - C_3 und der Widerstand R_2 sind während ein und derselben Messung konstant. Ihr absoluter Wert ist jedoch nicht genau bekannt. Es lassen sich deshalb keine Absolutwerte für den Gewebewiderstand R_x und die Gewebekapazität C_x angeben.

Neben diesen von der Meßmethode herrührenden Faktoren treten jedoch noch drei weitere Größen auf, die R_x und C_x beeinflussen. Sie begründen nicht genau bekannte Unterschiede im Ausgangswert der Leitfähigkeit von verschiedenen Pflanzen.

1) Verschiedenes Alter der Thalli
2) Unterschiedliche Thallusdicke, da auch die unterhalb der oberen abschließenden Zellschicht liegenden Zellen einen gewissen Beitrag zur Leitfähigkeit leisten.
3) Auch bei Verwendung von Masken sind die Elektrodenabstände nicht vollkommen reproduzierbar.

Absolutangaben sind allein schon aus den letztgenannten Gründen nur von untergeordneter Bedeutung. Das ist jedoch ohne Belang, da das Ziel dieser Untersuchungen nicht die Messung von Absolutangaben war, sondern allein die sich im Verlauf eines Versuches ergebenden Änderungen

der Ausgangsmeßgrößen. Nur die Änderung, nicht die Absolutwerte von ohmschem Widerstand und Kapazität des untersuchten Gewebes geben eine Aussage über Ort und Grad der Schädigung der einzelnen Zellen.

3 Material und Vorbehandlung

Versuchsmaterial war ausschließlich Marchantia polymorpha. Für die hauptsächlich methodischen Untersuchungen erwiesen sich diese Pflanzen als besonders geeignet. Sie sind im Aufbau dem Laubblatt der Kormophyten ähnlich, ohne jedoch Leitbündel oder hochentwickelte Regelmechanismen zu besitzen. Gleichzeitig besitzen sie große Thalli und sind damit gut kontaktierbar.

Die Forderung der Messung lautete: Die Pflanzen müssen in einer geschlossenen luftdurchströmten Küvette ca. 10 Tage ohne äußere Wasser- und Nährsalzzufuhr gehalten werden können. Es dürfen dabei keine durch die Kultivierung bedingten Beeinträchtiguugen auftreten.
In der Vergangenheit wurden umfangreiche Untersuchungen über Kultivierungsmöglichkeiten von Marchantia polymorpha durchgeführt. FÖRSTNER (1927) und STEFAN (1928) zogen Marchantia auf 1% Agar mit 0,17% Tottinghamscher Nährlösung. Umfangreiche Untersuchungen, insbesondere auch über die günstigste Zusammensetzung der Nährlösung, machten VOTH und HAMNER (1941), VOTH (1942), VOTH (1943). Sie untersuchten verschiedene Substrate, u.a. Sand, Agar und Filterpapier. Ihre Ergebnisse zeigen, daß Kulturen auf Sand unbefriedigend sind. Als sehr gut erweisen sich Kulturen auf mit Nährlösung getränktem Filterpapier. Der Nachteil ist, daß täglich frische Nährlösung zugegeben werden muß.
Die hier beschriebenen Kultivierungsmethoden erfordern einen regelmäßigen Zugriff an die Pflanzen. Sie waren deshalb für die hier zu untersuchenden Probleme unge-

eignet. Als Ausweg, der den Langzeitforderungen der Messung entsprach, erwies sich Anzuchterde vom Botanischen Garten. Die Pflanzen wurden darauf in kleinen Kunststoff-Töpfen kultiviert und gemessen.

Die auftretende Bodenatmung war klein im Verhältnis zur Atmung der Marchantien. Die Werte der Bodenatmung wurden in Meßreihen für die drei in den Versuchen verwendeten Temperaturen 5°, 15° und 25°C ermittelt. Die Schwankung der einzelnen Atmungswerte war gering. Sie betrug ± 10% des Endwertes.
Insgesamt ergab sich folgende Bodenatmung:
Bei 5°C 2 mg/h CO_2
Bei 15°C 5 mg/h CO_2
Bei 25°C 10 mg/h CO_2.
Bei den nachfolgenden Messungen wurden die Ergebnisse um die Werte der Bodenatmung korrigiert.

Die Pflanzen wurden im Botanischen Garten angezogen. Ca. 1 Woche vor Meßbeginn wurden sie meßfertig vorbereitet. Alte Thallusteile wurden entfernt und nur die jungen, hellgrünen wurden belassen. Es wurde so viel Pflanzenmaterial verwendet, daß die Topffläche vollständig bedeckt war. Für die spätere Anbringung der Kontakte war es wesentlich, daß ausreichend große Thalli vorhanden waren.
Die so vorbereiteten Pflanzen wurden dann ca. 5 Tage in der Klimakammer bei 15°C gehalten und in gleicher Weise wie später bei der Messung beleuchtet.
Ca. 2 Tage vor Meßbeginn wurden die Pflanzen mit Kontakten und Ableitungsbändchen versehen, damit die im Zuge des Kontaktierens auftretenden Anpassungserscheinungen bei Meßbeginn mit Sicherheit überwunden waren.
KREEB(1966) beobachtete an Eukalyptusblättern, daß an

frischen Kontakten kurzfristig durch das Auftragen der wasserundurchlässigen Leitpaste eine lokale Begünstigung des Wasserzustandes im Bereich unter den Kontakten eintrat. Im Verlauf von 12 Stunden stellte sich allerdings wieder Gleichgewicht ein.
Da Marchantia polymorpha anatomisch anders gebaut ist, stellte sich hier das Gleichgewicht langsamer ein. Im Mittel war es ungefähr ein Tag, so daß ein Kontaktieren 2 Tage vor Meßbeginn in allen Fällen voll ausreichend war.
Nach dem Kontaktieren wurden die Pflanzen in die Plexiglas - Meßküvette eingebaut und zwei Tage in der Meßapparatur bei 15°C unter Meßbedingungen gehalten. Nach dieser relativ langen Vorbehandlung konnte man sicher sein, gleiche Ausgangsbedingungen für die verschiedenen Messungen zu haben.

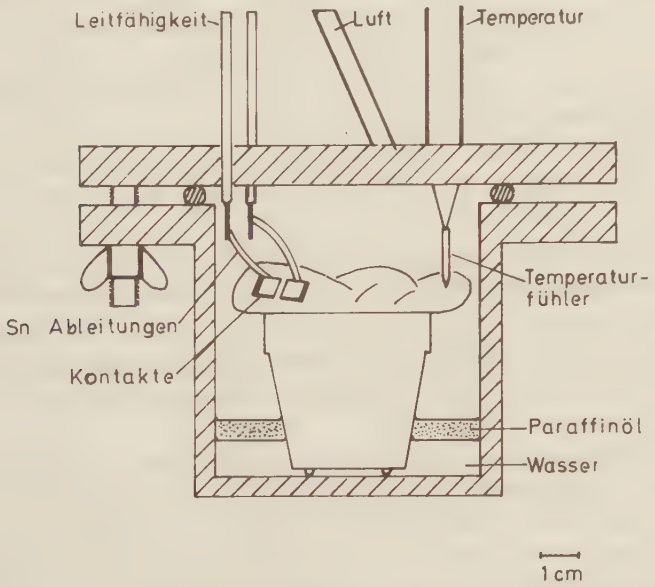

Abb. 5: Anordnung der Pflanzen während der Messungen und Küvette im Schnitt.

Die Küvette selbst besteht aus einem topfförmigen Unterteil und einer über einem O Ring abgedichteten Abdeckplatte, die gleichzeitig sämtliche Anschlüsse für die Luft und die Leitfähigkeits- und Temperaturmessung trägt. Die elektrische Leitfähigkeit reagiert sehr empfindlich auf Änderungen im Wasserzustand der Pflanzen (KREEB 1966, KREEB und BOGNER 1967, WALTER und KREEB 1970, KREEB und ABDELALL 1973).
Um die Pflanzen deshalb stets im gleichen Hydraturzustand zu halten, wird der Küvettenboden ca. 1 - 2 cm mit Wasser gefüllt. Kleine Löcher im Boden der Kunststofftöpfe sorgen dann für stetigen Wassernachschub. Das Vorratswasser wird mit Paraffinöl überschichtet. Damit lassen sich Verunreinigungen durch Schadgase weitgehend verhindern. Gleichzeitig wird das Beschlagen der Küvettenwände unterdrückt.
Die Meßergebnisse für Assimilation und Atmung werden leicht durch auftretende Übertemperaturen verfälscht. (BOSIAN, 1955 und 1960; TRANQUILLINI, 1954; LANGE, 1962). Gleichzeitig zeigt auch die Leitfähigkeit eine gewisse Temperaturabhängigkeit.
Aus diesen Gründen ist eine möglichst geringe Temperaturdifferenz zwischen hell und dunkel auf den Thallusoberflächen erforderlich.
Wasser ist ein gutes Infrarot- und damit Wärmeschutzfilter. Die ganze Küvette wurde deshalb in einem temperaturgeregelten Wasserbad versenkt. Es wurde ständig dafür gesorgt, daß der Küvettendeckel zur Abschirmung der Wärmestrahlung mit wenigstens 3 cm Wasser überdeckt war.
Mit dieser Methode erreichte man, daß die Blattemperaturen im Küvetteninneren zwischen Dunkelheit und Beleuchtung mit 10 000 Lux um nur ca. 0,5°C und bei 20 000 Lux nur um 1°C variierten. Es traten also keine ernstzunehmenden Küvettenübertemperaturen auf.

Die Assimilation wurde meist bei 10 000 Lux, in seltenen Fällen auch bei 20 000 Lux gemessen. Bei 10 000 Lux assimilieren die Pflanzen zwar auch schon sehr stark. Sie befinden sich jedoch noch nicht im Optimalbereich.
Assimilation und Atmung sollten möglichst nebeneinander, auch unter kurzfristiger Schadgaseinwirkung, verfolgt werden können. Es wurde deshalb bei 15° und 25°C mit einer Beleuchtungsabfolge von 45 Min hell und 30 Min dunkel gearbeitet. (Vgl. Abb. 6)

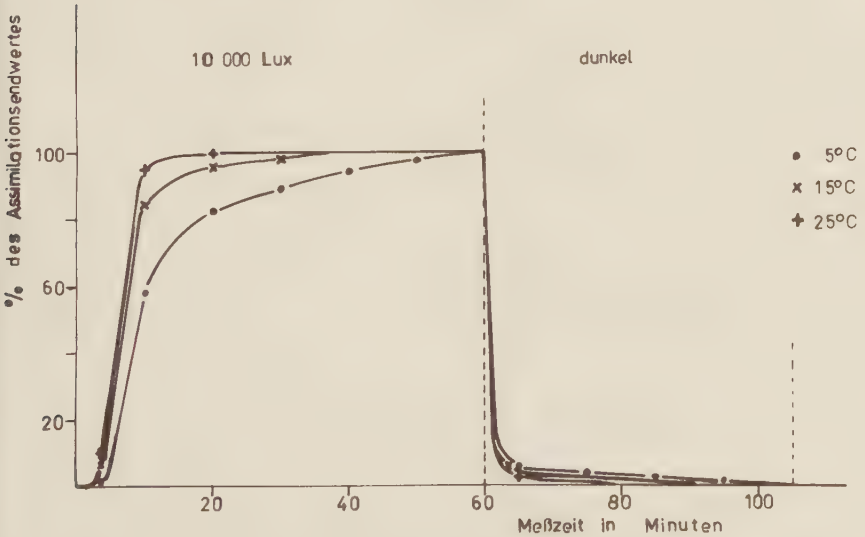

Abb. 6: Die Einstellzeiten von Assimilation und Dunkelatmung bei 5°, 15° und 25°C.

Die Hellzeit ist länger, da die Lampe erst nach ca. 5 - 10 Min ihre volle Leuchtkraft erreicht. Bei niederen Temperaturen von 5°C mußten die Zeitintervalle auf 45 Min dunkel und 60 Min hell gestreckt werden, da sich hier die Assimilations- und Atmungsendwerte am URAS nur sehr langsam einstellten.

Gründe dafür können sein:

1) Verringerte Stoffwechselgeschwindigkeit, das heißt, es dauert länger bis die volle Assimilationsfähigkeit anläuft.
2) Die Anlage selbst. Da sowohl das Substrat als auch der Trockner ständig etwas Wasser enthalten, kann durch die bei tiefen Temperaturen erheblich gesteigerte Löslichkeit von CO_2 in Wasser eine gewisse Verlangsamung der Endwerteinstellung erfolgen.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

1 Zellmodell

Wie schon erwähnt, stellt das Gewebe zwischen den Kontakten eine Impedanz dar. D.h. ein komplexer Widerstand aus ohmschem Widerstand R_x und parallel geschalteter Kapazität C_x (Abb. 7). R_x und C_x sind veränderlich.

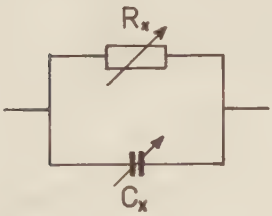

Abb. 7: Vereinfachtes Ersatzschaltbild eines Gewebes.

Ohne Schädigung ergeben sich selbst bei langer Meßdauer nur geringfügige, auf Alterung zurückführbare Abweichungen von den Anfangsmeßwerten. Bei Schädigung dagegen ändern sich Gewebewiderstand und Kapazität recht stark. Dieses Verhalten ist auf Veränderungen im zwischen den Elektroden liegenden Gewebe und damit auf Veränderungen in den Zellen zurückzuführen.

Um die gemessenen Widerstands- und Kapazitätsänderungen interpretieren zu können, muß man überlegen, welchen Weg der Meßstrom durch die einzelnen Zellen nimmt. Dazu muß man den Aufbau der Zellen und das elektrische Verhalten ihrer Hauptbestandteile betrachten. Abb. 8 zeigt in schematischer Darstellung eine Zelle, an die über Elektroden Spannung angelegt wird.

Das elektrische Verhalten der einzelnen Zellbestandteile ist bekannt (COLE 1968). Von außen nach innen gliedert sich eine Zelle in:

a) Zellwände (W). Sie bestehen hauptsächlich aus Kohlenhydraten (Pektinen, Cellulosen und Hemicellulosen). Diese bilden eine relativ steife Hülle um die Zellen,

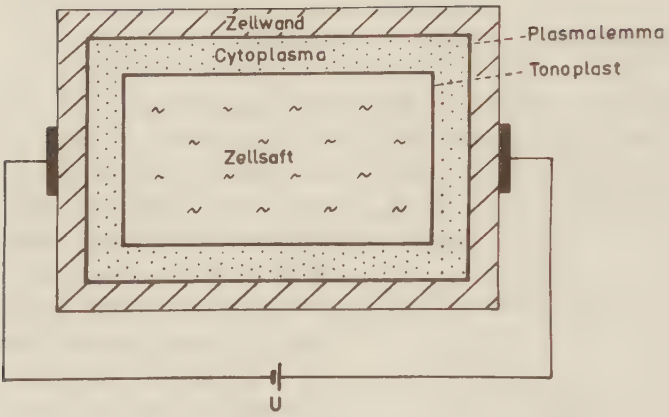

Abb. 8: Schematische Darstellung einer Zelle mit angelegten Kontakten.

die sich elektrisch wie ein rein ohmscher Widerstand verhalten.

b) Plasmalemma (P). Das Plasmalemma ist eine Biomembran von ca. 75 Å Dicke. Nach dem Modell von DANIELLI und DAVSON (1935) hat sie folgende Gestalt (Abb. 9a): Ein Lipidfilm aus einer doppelten Lage von Molekülen ist auf beiden Seiten von einem Proteinfilm bedeckt. Das Innere der Membran wird durch eine hydrophobe Lipidregion gebildet (Striche). Die hydrophilen Gruppen (Kreise) sind nach der Oberfläche zu orientiert.
Das Modell wurde inzwischen erweitert (ROBERTSON, 1964) und modifiziert(SJÖSTRAND und ELFVIN 1964 und BENSON 1966). Trotzdem gelten die an dem Modell klar erkennbaren elektrischen Eigenschften (Abb. 9b) auch für die weiter entwickelten Vorstellungen (HELLERSTEIN 1968).
Die Membran verhält sich wie ein undichter Konden-

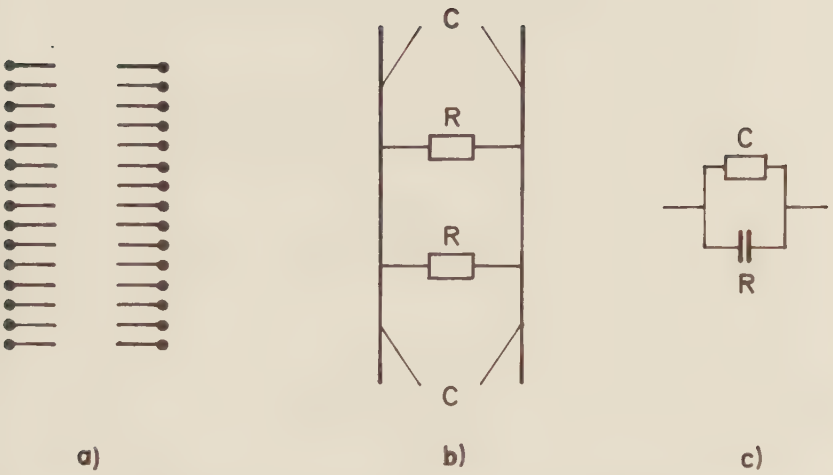

Abb. 9: a) Schematische Darstellung einer Membran nach dem DANIELLI - DAVSON - Modell.
b) erweitertes und
c) vereinfachtes elektrisches Ersatzschaltbild einer Membran (aus HELLERSTEIN, 1968).

sator (KATZ 1971). Das elektrische Ersatzschaltbild ist in Abb. 9c dargestellt.

c) Cytoplasma (CP). Das Cytoplasma besitzt einen sehr inhomogenen gelartigen Aufbau. Es ist ein biologischer Elektrolyt (COLE 1941 und COLE 1959) bei dem einzelne Ionenarten näherungsweise gleiche Beweglichkeiten wie in Wasser besitzen (HODKIN und KEYNES 1953 und 1957). Damit ergibt sich ein größenordnungsmäßig mit einer wäßrigen Lösung vergleichbarer rein ohmscher Widerstand.

d) Tonoplast (T). Der Tonoplast ist ebenfalls eine Biomembran, die dem Plasmalemma sowohl im Bau als auch im elektrischen Verhalten ähnlich ist.

e) Zellsaft (S). Der Zellsaft ist eine mehr oder weniger

konzentrierte, vom Tonoplasten eingeschlossene Salzlösung. Er ist deshalb ein guter Stromleiter, der sich rein ohmisch verhält.

Die eben erwähnten elektrischen Eigenschften der Zellbestandteile faßt ein elektrisches Ersatzschaltbild in Abb.10 zusammen.

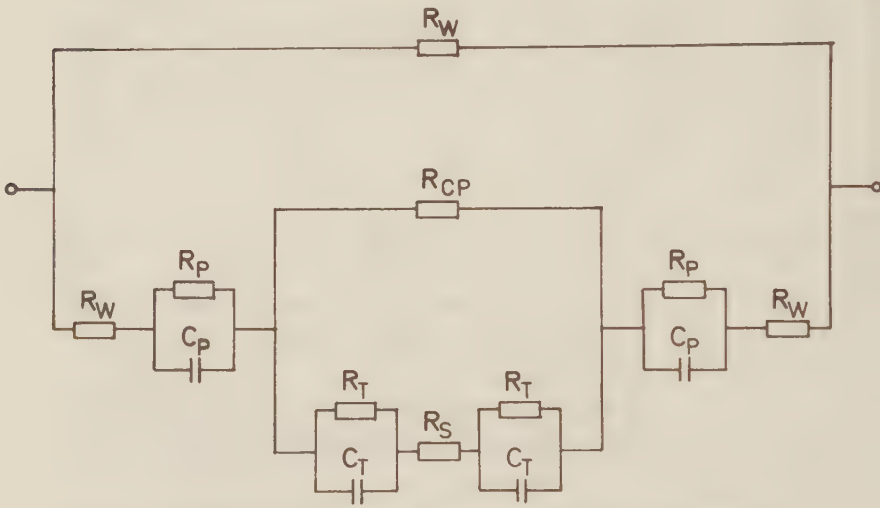

Abb.10: Elektrisches Ersatzschaltbild einer Pflanzenzelle.

Frägt man nun nach dem Weg des Stromes durch die Zelle, so erkennt man, daß es verschiedene Möglichkeiten gibt. Es kommt sehr stark auf die Leitfähigkeitsverhältnisse der einzelnen Bestandteile an, wobei sowohl die spezifischen Widerstände als auch die Geometrie zu berücksichtigen sind.

Am wenigsten bekannt ist die Leitfähigkeit der Zellwände. Um eine größenordnungsmäßige Aussage zu bekommen, soll eine Grenzwertüberlegung angestellt werden:

Ist der Widerstand der Zellwände im Verhältnis zum Rest der Zelle sehr groß, so hat man den Fall eines in Reihe geschalteten großen Vorwiderstandes. Leitfähigkeitsänderungen in den Membranen oder im Plasma können dann, obwohl der gesamte Strom quer durch die Zellen geht, nicht mehr ausreichend wahrgenommen werden.
Das andere Extrem ist ein im Verhältnis zum Zellrest kleiner Zellwiderstand. Ergebnis: Nur in den Zellwänden fließt Strom. Veränderungen in den Membranen oder im Plasma sind auch hier nicht meßbar, da Kurzschluß über die Zellwände vorliegt.
Obwohl bei den nachfolgenden Messungen alle die Leitfähigkeit der Zellwände beeinflussenden Größen (Wassergehalt, Temperatur usw.) konstant gehalten wurden, ergaben sich bei Schädigung der Pflanzen zum Teil sehr beträchtliche Leitfähigkeitsänderungen. Daraus, daß überhaupt Änderungen und insbesondere in der gemessenen Größenordnung auftraten, kann geschlossen werden, daß die Zellwandwiderstände der untersuchten Pflanzen in der gleichen Größenordnung liegen, wie der von den Wänden eingeschlossene Zellrest.
Nur der durch das Innere der Zellen gehende Stromanteil ist für die Untersuchungen von Bedeutung. Er muß das relativ stark isolierende Plasmalemma durchqueren. Deshalb wirken sich an dieser Membran auftretende Leitfähigkeitsänderungen besonders stark auf das Meßergebnis aus.
Der durch das Plasmalemma ins Plasma eintretende Strom teilt sich. Ein Teil fließt nur im relativ gut leitenden Plasma. Der restliche Strom durchdringt außerdem Tonoplast und Zellsaft. Die Plasmaschicht ist zwar elektrolytisch gut leitend, (COLE 1959) aber in der Regel relativ dünn. Dem gegenüber ist die Vakuole aus Tonoplast und Zellsaft sehr groß. Sie füllt den größten Teil der erwachsenen Zellen aus.
Der Vorteil des großen Querschnittes wird jedoch durch

den Nachteil kompensiert, daß der gut leitende Zellsaft von einer isolierenden Membran, dem Tonoplasten, umgeben ist.
Die genaue Stromverteilung ist von Zelle zu Zelle verschieden und hauptsächlich durch die im Einzelfall vorliegenden geometrischen Verhältnisse bedingt.

2 Temperaturabhängigkeit der Leitfähigkeit

Die Messungen wurden bei verschiedenen Temperaturen von 5°, 15° und 25°C durchgeführt. Zudem trat zwischen Hell- und Dunkelphase eine, wenn auch kleine so doch deutlich meßbare, Temperaturdifferenz zwischen 0,5° und 1°C auf. Es war deshalb wichtig, den Einfluß der Temperatur auf die Leitfähigkeit kennenzulernen.

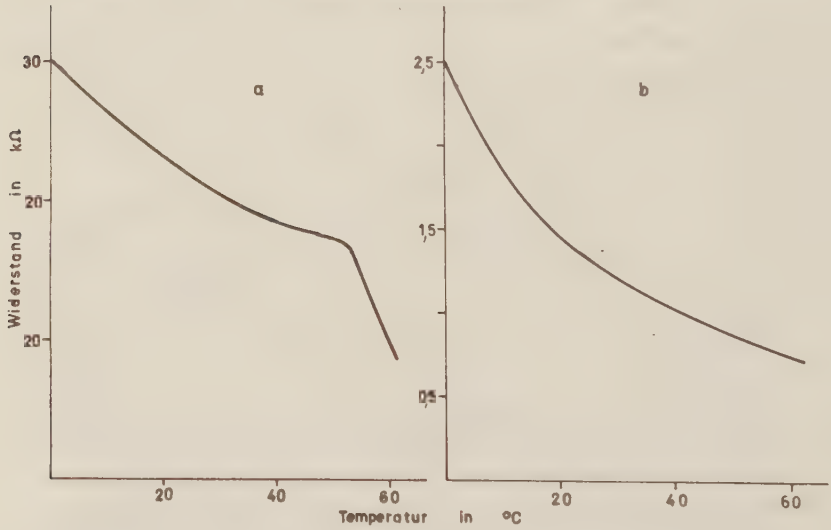

Abb.11: Temperaturabhängigkeit der Leitfähigkeit bei Marchantia polymorpha.
links: lebendes Gewebe; rechts: Preßsaft.

Die Temperaturabhängigkeit von lebendem Marchantia - Gewebe ist in Abb.11 links aufgetragen. Es zeigte sich eine starke Widerstandsabnahme mit steigender Temperatur. Charakteristisch ist der Knick bei ca. 50°C. Bei diesen Temperaturen treten irreversible Hitzeschäden auf. Temperaturen bis zu 40°C einschließlich wurden dagegen in mehreren Versuchen 18 Stunden lang ohne Schäden überstanden.
Auf der rechten Hälfte von Abb.11 ist zum Vergleich das Temperaturverhalten des Preßsaftes von Marchantia polymorpha dargestellt. Der Maßstab wurde gespreizt, damit die 0°C Temperaturwerte gleiche Höhe haben. Der Preßsaft verhält sich, wie nicht anders zu erwarten, genau wie eine Salzlösung. Er zeigt eine rasche Widerstandsabnahme ohne Knick.
Der Grund ist die exponentielle Abnahme der Viskosität des Lösungsmittels Wasser, was wegen der damit verbundenen größeren Ionenbeweglichkeit zu einer Verkleinerung des Widerstandes führt.
Die Widerstände verhalten sich bei 5°, 15° und 25°C beim Zellsaft wie 100 : 76 : 61, beim lebenden Gewebe wie 100 : 88 : 77. Diese Werte wurden aus 5 Messungen gemittelt.
Die Widerstandsabnahme erfolgt beim Zellsaft erheblich schneller als beim lebenden Gewebe.
Für das unterschiedliche Verhalten sind in erster Linie die Membranen, Plasmlemma und Tonoplast verantwortlich. Ihre Leitfähigkeit besitzt bis zur Schädigungsgrenze, die hier je nach Einwirkungsdauer zwischen 45° und 50°C liegt, einen geringeren Temperaturgang. Oberhalb dieser Temperaturen werden die Membranen voll durchlässig, was die beobachtete rapide Leitfähigkeitserhöhung zur Folge hat. Da beide Membranen ähnlich gebaut sind, tritt Schädigung an beiden gleichzeitig auf.
Eine Aufhebung der Semipermeabilität des Tonoplasts führt zu einem Auslaufen des gut leitenden Zellsaftes.

Er überschwemmt das Plasma, durchdringt das ebenfalls geschädigte und deshalb gut durchlässige Plasmalemma und diffundiert in und durch die Zellwände.

3 Dauerversuch

Als erstes war zu prüfen, ob die gewählte Kultivierungsart im vorhandenen Aufbau überhaupt die gewünschten langen Meßzeiten ohne Schaden für die Pflanzen zuließ. Einen einwöchigen Dauerversuch ohne Schadgaseinwirkung zeigt Abb.12. Die Pflanzen überstehen die Messung ohne Beeinträchtigung.

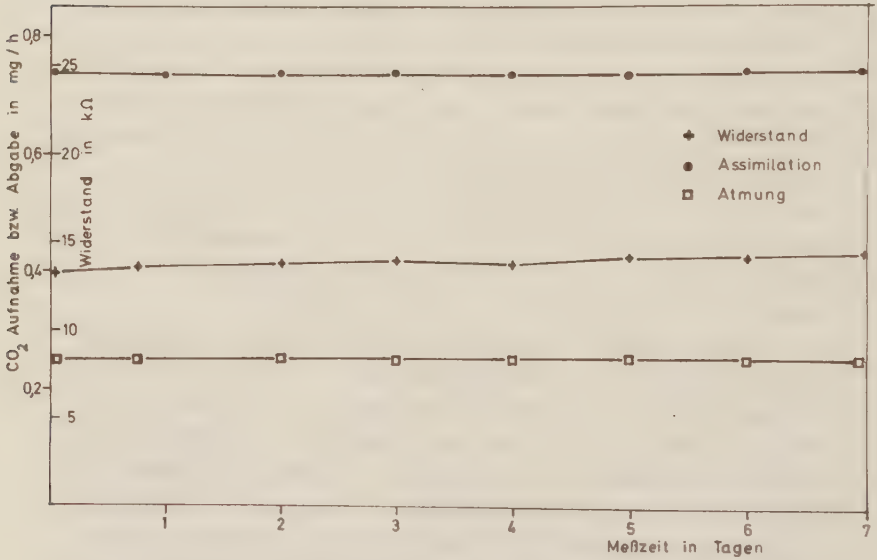

Abb.12: Marchantia polymorpha, Dauerversuch ohne Schadgaseinwirkung.

Assimilation und Atmung bleiben über die gesamte Zeit konstant. Im Verlauf des einwöchigen Versuchs nimmt die Leitfähigkeit etwas ab. In Abb.12 ist ihr reziproker

Wert, der Widerstand, aufgetragen. Der Widerstand nimmt im Verlauf von 7 Tagen ziemlich stetig um insgesamt 5%. zu.
Dieser Sachverhalt, den auch schon KREEB (1966) an Eukalyptusblättern beobachtet hat, ist auf die fortschreitende Alterung des untersuchten Pflanzengewebes zurückzuführen. Dabei nimmt der Wassergehalt ab und die Trockensubstanz der Zellwände zu. Äußerlich zeigt sich der Altersvorgang daran, daß die Pflanzen dunkler grün werden.

4 Nichtionisierende Schadgase

Begasung mit Formaldehyd:

Formaldehyd ist ein starkes Protoplasmagift. Diese Eigenschaft beruht auf seiner hohen Reaktionsfähigkeit mit funktionellen Gruppen der Proteine, die zu Denaturierung und Koagulation führt. Formaldehyd besitzt jedoch nur geringes Eindringungs- bzw. Diffusionsvermögen (WALLHÄUSER, SCHMIDT 1967).
Ein Begasungsversuch mit Formaldehyd ist in Abb.13 dargestellt.
Begast wurde 2 Stunden mit ca. 250 ppm Formaldehyd. Gemessen wurde Widerstand und Kapazität und zur Vitalitätskontrolle Assimilation und Atmung.
Die Assimilation bricht während der Begasung fast auf Null zusammen. Im Verlauf von 15 Stunden erholt sie sich jedoch und erreicht wieder den halben Ausgangswert.
Die Atmung steigt dagegen unter dem Einfluß der Schadgaseinwirkung rasch an. Nach Erholung stellt sie sich auf einen nur wenig geringeren als den Ausgangswert ein.
Der Widerstand steigt während der Begasung rasch an.

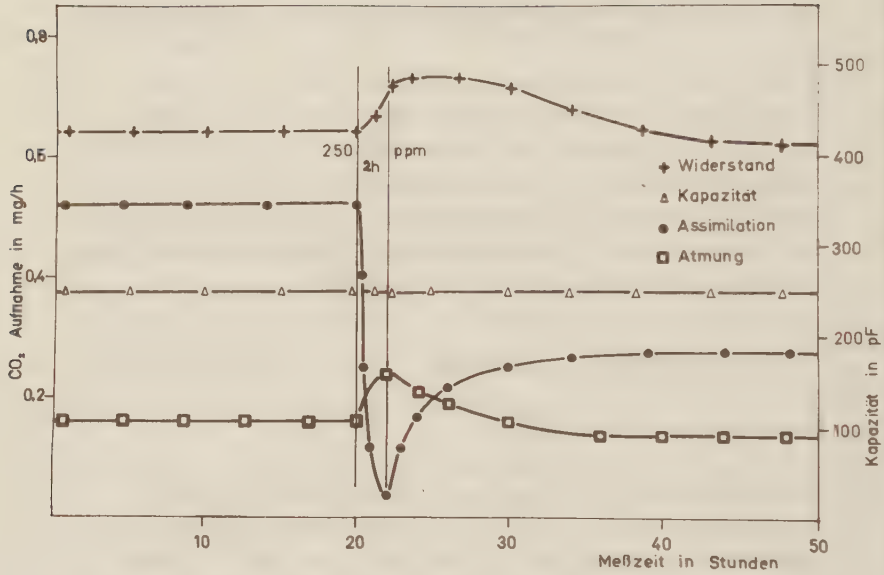

Abb.13: Marchantia polymorpha bei zweistündiger Begasung mit 250 ppm Formaldehyd.

Er erreicht erst kurz nach Begasungsende einen plateauartigen Höchstwert. Von diesem fällt er langsam auf einen neuen festen Wert, der etwas niedriger liegt als der Ausgangswiderstand.
Die Kapazität zeigt keine nennenswerten Änderungen. Daraus läßt sich folgern, daß durch die schwache Begasung im Wesentlichen eine nur vorübergehende regenerierbare Permeabilitätsverringerung eingetreten ist. Der bleibende Schaden zeigt sich in einer kleinen Widerstandsabsenkung, die sowohl durch geringe kollektive Verringerung der Sperrfähigkeit aller Membranen als auch durch empfindliche Störung der selektiven Permeabilität einzelner Membranen hervorgerufen sein kann.

Vergleicht man den Verlauf der Widerstands- und Atmungskurven, so wird man aus der recht guten Übereinstimmung der Änderungen schließen dürfen, daß kein kollektiver Effekt vorliegt, sondern daß einzelne Membranen stärker betroffen sind.
Normalerweise versuchen die Zellen einer Schädigung durch geeignete Aktivitäten zu begenen. Diese führen in der Regel zu verstärkter Stoffwechseltätigkeit, die sich in erhöhter Atmung äußert. "Die Zellen versuchen, sich gesund zu fiebern".
Im vorliegenden Fall ergibt sich als Folge der Begasung neben einer alle Zellen treffenden Assimilationsdepression zunächst eine Permeabilitätsverringerung der Membranen. Die Atmung aller Zellen wird stark erhöht. Nach Abschluß der Begasung beginnt die Neuordnung der innerzellulären Vorgänge. Die Assimilationsabläufe werden wieder soweit als möglich regeneriert. Gleichzeitig beginnen sich die Membranpermeabilitäten wieder zu normalisieren. Diese Normalisierung der innerzellulären Vorgänge läßt sich an der Atmungskurve ablesen.
Sie erreicht erheblich früher ihren neuen Dauerwert als die Widerstandskurve.

Das Erreichen neuer Assimilations- und Atmungsdauerwerte charakterisiert den Zeitpunkt, ab dem in der Mehrzahl der Zellen wieder stabile Stoffwechselverhältnisse vorliegen. Daß der neue Widerstandsdauerwert zu diesem Zeitpunkt noch nicht erreicht ist, läßt schliessen, daß nur einige wenige Zellen abweichend von den anderen stärker geschädigt werden. Sichtbar wird es zum einen am neuen, etwas geringeren Atmungsendwert und zum anderen an der länger andauernden Widerstandsabsenkung. Sie ist bedingt durch schadhafte Membranen. Durch diese Membranen können die im Plasma und Zellsaft befindlichen Ionen diffundieren, bis ein neuer Gleich-

gewichtszustand der Leitfähigkeit erreicht ist.
In der Vergangenheit wurden bereits einige Untersuchungen über Pflanzenschäden und Leitfähigkeitsänderungen durchgeführt. Man befaßte sich hauptsächlich mit narkotisierenden Substanzen und dabei hauptsächlich mit Chloroform (PAECH 1941 b).
Es ergaben sich vergleichbare Leitfähigkeitskurven. Die verwendeten plattenförmigen Stechelektroden erlaubten jedoch nur die Untersuchung von fleischigem Gewebe. Es waren deshalb nur Messungen von wenigen Stunden Dauer möglich. Das für die Bewertung des Schadens wichtige Erholungsverhalten konnte somit nicht studiert werden.
Bei der Auswertung der Meßergebnisse wurde meist der Einfluß des Plasmas als Ursache der Leitfähigkeitsänderung überbewertet. So führte denn auch die von SEELICH(1938) gemachte Beobachtung, daß bei stufenweiser Denaturierung von Eiweißen zunächst eine Volumenabnahme und erst später, bei vollständiger Ausflockung, eine Volumenzunahme eintritt, zu Schwierigkeiten mit den gemessenen Leitfähigkeitskurven, da die Volumenabnahme mit einer Steigerung der Hydration und damit mit einer Widerstandsabnahme verbunden ist (GELLHORN 1927). Ebenfalls schwierig war die Ausflockung oder Koagultion zu verstehen. Hier gilt umgekehrt, daß für abnehmende Hydratisierung hydrophyler Kolloide der Widerstand ansteigen muß.
Die Widersprüche sind mit dem Zellmodell (s.o.) einfach zu lösen. Man sieht daran, daß Leitfähigkeitsänderungen des Plasmas praktisch ohne Einfluß auf die außen meßbare Leitfähigkeit sind (COLE 1968). Änderungen des niederen Plasmawiderstandes werden selbst von geringen Permeabilitätsänderungen der Membranen überkompensiert.

Begasung mit Propan:

In Abb.14 ist ein Begasungsexperiment mit dem kurzkettigen Kohlenwasserstoff Propan dargestellt.

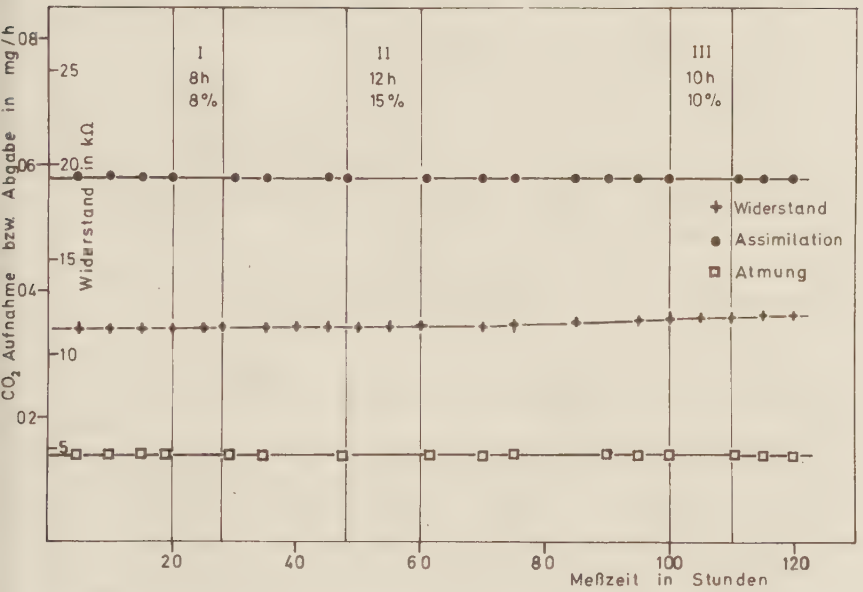

Abb.14: Marchantia polymorpha wurde bei 15°C in Abständen 8 Stunden mit 8%, 12 Stunden mit 15% und 10 Stunden mit 10% Propan begast.

Begast wurde in drei Zyklen von 8, 10 und 12 Stunden mit Konzentrationen von 8 - 15%, das sind 80 000 bis 150 000 ppm Propan in der Küvettenluft.
Weder Assimilation und Atmung noch die Leitfähigkeit zeigen irgendwelche signifikanten Änderungen. D.h., selbst durch höchste Konzentrationen werden die Pflanzen nicht geschädigt.

5 Begasung mit SO_2

SO_2 entsteht hauptsächlich bei Verbrennungsprozessen fossiler Brennstoffe. Der ständig steigende Verbrauch an Steinkohle, Braunkohle und Erdöl stellt eine sich ständig steigernde SO_2 Quelle dar.
Schon sehr früh war man auf die Wirkungen von SO_2 aufmerksam geworden. So wird z.B. SO_2 schon in Homers Odyssee (XXII, S. 481) etwa 950 v.Chr. als desinfizierendes Räuchermittel erwähnt und bereits Paracelsus erkannte die bleichende Wirkung von SO_2 (RÖMPP 1966). In jüngster Zeit ist SO_2 durch seine immense Zunahme besonders in den hochindustrialisierten Ballungsräumen zu einem bedeutenden, die Umwelt belastenden, Faktor reworden.
Bei ungünstiger Wetterlage (Inversion) können in diesen Räumen dabei für Menschen gefährliche und für gewisse Pflanzen letale Konzentrationen erreicht werden (SCHLIPKÖTER 1964). Da SO_2 in diesen "Smog"-Glocken sehr beständig ist, kann bei Wetteränderung ein SO_2 Transport über sehr weite Strecken erfolgen (OTTAR 1972). Durch dieses Driften kann es auch in Räumen, in denen es nicht oder nur wenig freigesetzt wird, insbesondere an empfindlichen Pflanzen Schäden hervorrufen (BLOKKER 1973).
Besonders empfindlich auf Luftverunreinigungen reagieren Flechten. Sie wurden deshalb auch schon früh als Bioindikatoren erkannt. Die ersten Beobachtungen machte GRINDON (1859) im südlichen Lancashire und NYLANDER (1866) in Paris. In neuerer Zeit folgten verschiedene , hauptsächlich vegetationsanalytische Arbeiten: MÄGDEFRAU (1960) in München, KREEB (1972) in Stuttgart und HURKA & WINKLER (1973) in Tübingen. Es zeigte sich, daß besonders in den Ballungsräumen z.T. große SO_2

Schäden vorliegen (Flechtenwüsten). Es zeigte sich jedoch auch gleichzeitig, daß die Möglichkeiten, auf SO_2 zu reagieren bzw. sich anzupassen, bei verschiedenen Arten und Gattungen stark variieren.

Physiologisch wurde das Problem der SO_2 Einwirkung auf den Stoffwechsel der Pflanzen ebenfalls intensiv angegangen (ZIEGLER 1973). Der Mechanismus der SO_2 Schädigung ist bis heute noch nicht verstanden. Bis zu einer bestimmten Konzentration kann SO_2 von den Pflanzen ertragen werden. Es wird dazu in den Stoffwechsel mit übernommen. Die Obergrenze variiert stark. Sie ist von verschiedenen Faktoren und insbesondere von der Art bzw. vom Individuum abhängig (BRANDT 1968). Sobald die Pufferkapazität erschöpft ist, werden Assimilation, Respiration und Transpiration beeinträchtigt und zwar schon bevor äußerlich sichtbare Schäden auftreten.
Erstes Kennzeichen einer SO_2 Schädigung ist eine Assimilationsabnahme. Die Abnahme während der Begasung und die Fähigkeit, eine normale Assimilationshöhe nach der Begasung wieder zurückzugewinnen, sind konzentrationsabhängig(ZIEGLER 1973).
Insbesondere der Mechanismus der Photosyntheseschädigung ist unklar. Immer noch nicht geklärt ist z.B., welchen Einfluß die durch SO_2, oder besser, H_2SO_3 bedingte Aufsäuerung auf Zellen oder Zellteile ausübt (WEIGL & ZIEGLER 1962). Die verschiedentlich beobachtete Aufspaltung des Chlorophylls in Phaeophitin und Magnesium (KÄNDLER & ULLRICH 1964, RAO und LE BLANC 1966) geht zu langsam, um den plötzlichen Assimilationsabfall erklären zu können. Ferner ist unklar, ob SO_2 direkt auf den Photosyntheseprozess einwirkt, oder ob die Membranen zuerst angegriffen werden, was dann erst als Folge davon die Störung der Assimila-

tionsvorgänge nach sich ziehen würde (THÜMMLER 1941, ZIEGLER 1973).
Bei den hier durchgeführten Messungen kann mit Hilfe elektrischer Leitfähigkeitsmessungen unter anderem auch die zuletzt aufgeworfene Frage untersucht werden. Die Pflanzen werden während einer längerdauernden Meßzeit meist mittelhohen SO_2 Konzentrationen ausgesetzt. Mittelhoch bedeutet, daß die Konzentrationen oberhalb der Puffergrenze liegen, eine totale Assimilationsschädigung jedoch nicht unter 10 Stunden eintritt. Es traten also sofort nach Begasungsbeginn meßbare Schäden auf (Assimilationsdepression), die sich während der weiteren Begasung verstärkten. Es wurde bei verschiedenen Temperaturen gemessen, um den Temperatureinfluß auf die Schädigung kennenzulernen.

a) Einfluß verschiedener SO_2 Konzentrationen

Als erstes soll die Wirkung verschieden hoher SO_2 Konzentrationen untersucht werden.
Bei der nachfolgenden Messung wurde bei 15°C nacheinander dreimal mit steigender Konzentration mit SO_2 begast (Abb.15). Dazwischen waren zwei gleichlange Erholungszeiten eingeschoben, um die Regenerationsfähigkeit kennenzulernen. Die Assimilationswerte wurden bei einer Beleuchtungsstärke von 10 000 Lux ermittelt. Bei der ersten Begasung wirkten 8 Stunden lang 3 ppm SO_2 auf die Pflanzen ein. Da diese Konzentration relativ niedrig war, ergab sich nur eine geringe Assimilationsschädigung, die von einer etwas verstärkten Atmungstätigkeit begleitet war. Die Konstanz von Widerstand und Kapazität läßt schließen, daß zumindest an den grossen Membranen Plasmalemma und Tonoplast keine signifikanten Reaktionen oder gar Störungen auftraten.

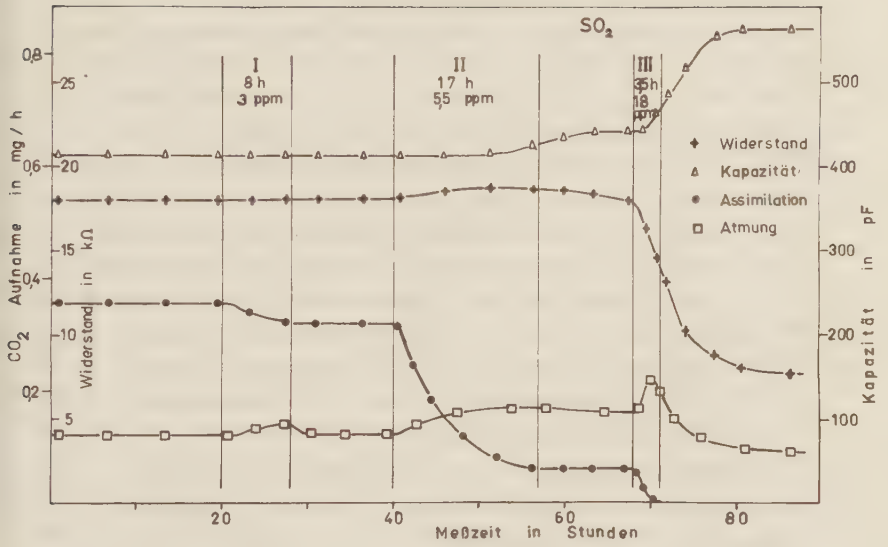

Abb.15: Marchantia polymorpha wurde bei 15°C in Abständen 8 Stunden mit 3 ppm, 17 Stunden mit 5,5 ppm und 3,5 Stunden mit 18 ppm SO_2 begast.

Innerhalb der 12 schadgasfreien Stunden zeigte sich keine Regeneration der Assimilation, wohingegen die Atmung sehr schnell wieder auf ihren Ausgangswert zurückging. Daraus sieht man, daß sich die Zellen rasch auf den neuen Zustand der geringeren Assimilationsfähigkeit eingestellt haben.
Bei der zweiten Begasung wirkten 17 Stunden lang 5,5 ppm SO_2 auf die Pflanzen ein. Die Assimilation sank auf ungefähr $\frac{1}{6}$ des Ausgangswertes. Sie war damit weit geringer, als die inzwischen kräftig angestiegene Atmung. Da sich während der Erholungszeit weder die Assimilation wieder steigerte noch die überhöhte Atmung zurückging, war die Pflanze bereits an dieser Stelle soweit geschädigt, daß sie sich auch ohne weitere Schadgaseinwirkung in einiger Zeit durch Veratmung ausge-

hungert und damit in Bälde zerstört hätte.
Ein sehr interessantes Verhalten zeigen Widerstand und Kapazität. Für den Widerstand würde man erwarten, daß er abnimmt. Denn die Zellwände, die jede schädigende Substanz durchdringen muß, um für die Zellen wirksam zu werden, enthalten Wasser. Das in Wasser gelöste SO_2 könnte als Elektrolyt eine erhebliche Verbesserung der Stromleitung in den Zellwänden bewirken. Es müßte sich eine der Begasungskonzentration und -zeit proportionale Widerstandsabnahme zeigen. Günstigerweise tritt dieser Effekt weder bei SO_2 noch bei dem später verwendeten NO_2 bei Konzentrationen unter 150 ppm meßbar auf. Die beobachteten Widerstandsänderungen entsprechen also somit den elektrischen Änderungen im Zellinnern.

Die Membranen reagieren zunächst mit einer Permeabilitätsverringerung auf das eindringende SO_2. Man kann darin eine gewisse Abwehrmaßnahme hauptsächlich des Plasmalemmas sehen. Zum Schutz vor dem SO_2 wird der allgemeine Ionenfluß gebremst. Dieses Verhalten läßt sich aus dem Widerstandsanstieg bei konstanter Kapazität ablesen. Nach ca. 10 Stunden Begasung erreicht der Widerstand ein Maximum. Gleichzeitig beginnt die bis dahin konstante Kapazität anzusteigen.
Im stromdurchflossenen Gewebe befinden sich viele Zellen zwischen den Kontakten. Alle Zellen tragen durch ihre hintereinandergeschalteten Membrankapazitäten zur Verkleinerung der Meßkapazität bei. Steigt also die außen gemessene Kapazität, so läßt das auf eine Verminderung der hintereinandergeschalteten Kapazitäten schließen. Einige Membrankapazitäten sind kurzgeschlossen. Das bedeutet, diese geschädigten Membranen haben ihre Funktion als Durchflußregulatoren verloren.
Wie man aus dem Kapazitätsverlauf ersieht, gehen die Membrankurzschlüsse noch eine beträchtliche Zeit nach der SO_2 Abschaltung weiter. Erst einige Stunden nach dem Abschalten erreicht die Kapazität einen neuen Dauer-

wert. Da als Folge der Membranschäden die in Plasma und Zellsaft gelösten Ionen aus den Zellen ausdiffundieren, kommt es mit Beginn der Membrankurzschlüsse zu einer fortlaufenden Widerstandsabsenkung.
Es ist verständlich, daß die Kapazität früher einen neuen Festwert erreicht als der Widerstand. Denn erst wenn keine neuen Membranen mehr leck werden, bleibt das Ionenangebot konstant, das dann durch langsame Diffusion aus den geschädigten Zellen zu einem neuen konstanten Widerstandswert führt.
Besonders gut läßt sich dieser Sachverhalt am dritten Begasungszyklus erkennen. Hier wird 3,5 Stunden lang mit der hohen Konzentration von 18 ppm begast. Dabei steigt die Kapazität sprunghaft an und erreicht einige Stunden nach Begasungsende einen neuen festen Wert. Der Widerstand dagegen fällt anfangs rasch ab und erreicht erst einige Zeit nach der Kapazität einen neuen Dauerwert. Mit dieser hohen Begasungskonzentration wurde die Assimilationsfähigkeit vollends total zerstört. Interessant ist das Verhalten der Atmung. Sie steigt kurz nach Begasungsbeginn rasch an, um nach kurzem Durchlaufen eines Maximums wieder schnell noch während der Begasung abzufallen. Dieser Abfall während der Begasung zeigt, daß immer mehr Zellen Totalschaden aufweisen. In die gleiche Richtung weist, daß der Atmungsendwert 15 Stunden nach Begasungsende erheblich niedriger als vor der Begasung ist. Insgesamt gesehen besteht ein guter Zusammenhang zwischen Kapazitäts-, Leitfähigkeits- und Atmungsveränderung.

b) Zeitverhalten der SO_2 Schädigung

Wie man sieht, verstärken sich die Membranschäden noch erheblich nach Beendigung der Begasung. Die Schädigung geht noch einige Stunden weiter, ohne daß von außen Schadstoffe nachgeliefert werden. Es dauert also einige

Zeit, bis die geschädigten Membranen ihre Funktion einstellen. Zwischen Begasungsbeginn oder -ende und Membranschädigung tritt eine Phasenverschiebung auf. Ganz anders verhält es sich mit der Assimilation. Sie wird streng synchron mit der Begasung geschädigt. Der Assimilationsabfall beginnt unmittelbar bei Schadgaszugabe und endet ebenso schnell bei Abschaltung des Schadgases. Die Diffusion in die Zellen, und hier vor allem in die Chloroplasten, geht sehr rasch. Weniger als 8 - 10 Minuten nach SO_2 Zugabe läßt sich eine Assimilationsabsenkung mit dem URAS beobachten. Ob die Antwortzeit noch kürzer ist, ließ sich nicht genau feststellen, da diese Zeit mindestens benötigt wurde, um ausreichend Schadgas zuzuführen und um am URAS eine aussagekräftige Anzeige zu erhalten.
Wie kurz die Antwortzeiten im Endeffekt auch sind, ist unbedeutend. Fest steht: Assimilationsschäden treten sehr viel rascher auf als Membranschäden, zumindest was Plasmalemma und Tonoplast angeht. Damit ist eine Teilantwort auf die Frage von THÜMMLER (1941) und ZIEGLER (1973) gefunden, ob SO_2 direkt auf den Photosyntheseprozess einwirkt oder ob zuerst die Membranen angegriffen werden.
Das Problem der Photosyntheseschädigung ist auf eine direkte Chloroplastenschädigung reduziert. Die Chloroplasten besitzen jedoch ihrerseits zahlreiche Membranen, deren Verhalten meßtechnisch nicht erfaßt werden kann. Die Frage, ob Membranschäden ganz allgemein die beobachteten Photosyntheseschäden erzwingen oder nicht, ist also immer noch nicht endgültig gelöst.
Ich möchte jedoch in diesem Zusammenhang folgende Überlegungen zur Diskussion stellen.
Die Theorie der "unit membrane" von ROBERTSON (1964), die postulierte, daß es nur einen einzigen Membrantyp gibt, ist zwar schon seit langem überholt. Dennoch scheinen mir die großen zeitlichen Unterschiede zwischen

Schädigungsbeginn und Schadensausbruch nicht auf primäre Membranschädigung bei den Chloroplasten hinzuweisen. Ferner weist auch die praktisch verzögerungsfreie Abschaltbarkeit einer fortschreitenden Assimilationsschädigung mehr auf einen nicht membranbedingten Schädigungsmechanismus hin.
Eine membranbedingte Photosyntheseschädigung müßte insgesamt träger sein. D.h. ihr Fortschreiten dürfte nicht so schnell an- und abschaltbar sein.

c) Temperatureinfluß

Bei den nachfolgenden Messungen sollte hauptsächlich der Temperatureinfluß auf den Schadensverlauf bei SO_2 Einwirkung untersucht werden.
Es wurde bei 5°C (Abb.16), bei 15°C (Abb.17) und 25°C (Abb.18) gemessen.

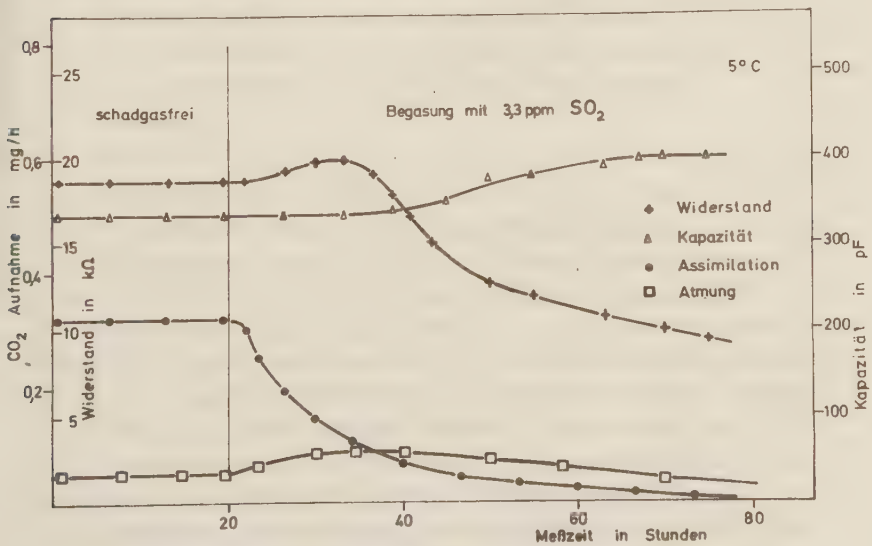

Abb.16: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Begasung mit 3,3 ppm SO_2 bei 5°C.

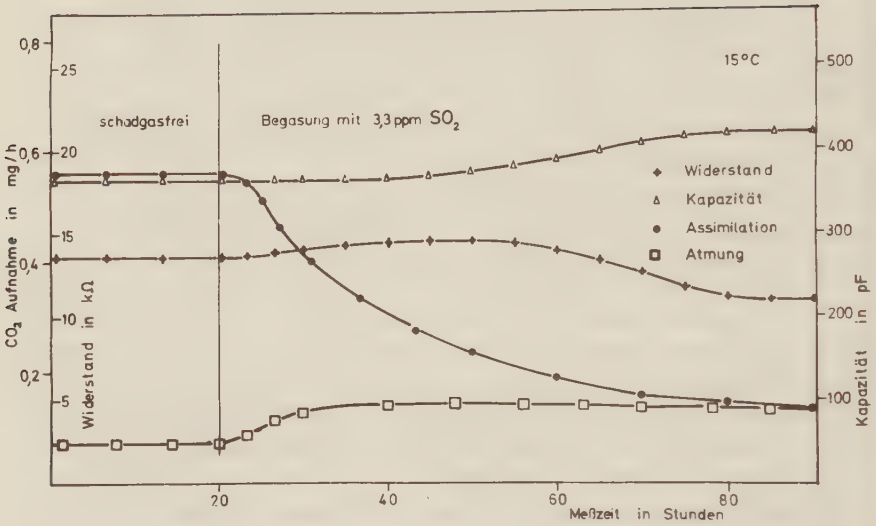

Abb.17: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Bagsung mit 3,3 ppm SO_2 bei 15°C.

Dabei wurde bei 5° und 15°C mit 3,3 ppm und bei 25°C mit 3,4 ppm SO_2 begast. Die Konzentrationsverschiedenheit ist gering und ohne Einfluß auf das Ergebnis. Wie man sieht, treten bei allen Temperaturen als Folge der Schadgaseinleitung die schon früher erwähnten Schadensmerkmale auf: sofortige Assimilationsdepression, zügiger Atmungsanstieg und erst nach längerer Schädigung Kapazitätssteigerung und Widerstandsabsenkung. Trotzdem treten starke Unterschiede, sowohl im Ausmaß der Schäden als auch im Zeitpunkt ihres Eintretens, auf. Um diese temperaturbedingten Unterschiede besser vergleichen zu können, wurden Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand in Prozent ihrer Ausgangswerte für alle drei Temperaturen gemeinsam in einzel-

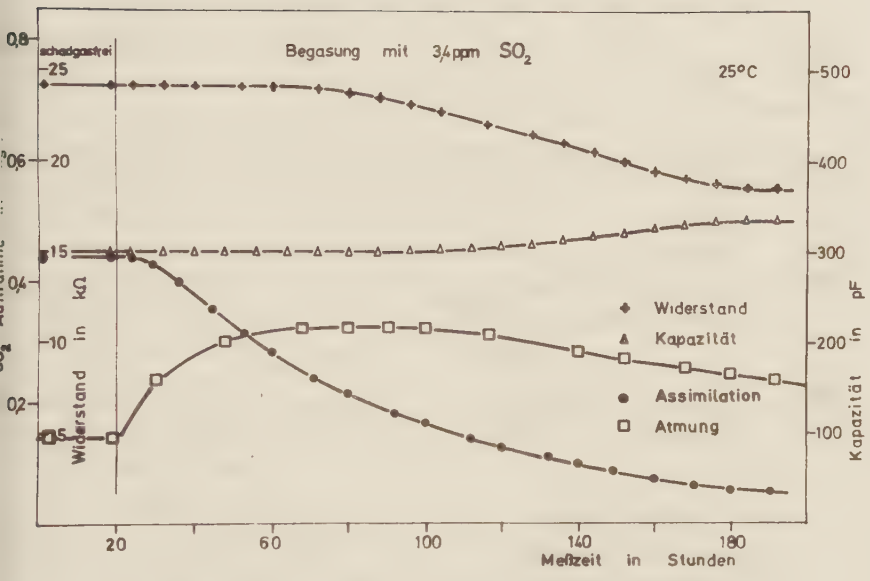

Abb.18: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Begasung mit 3,4 ppm SO_2 bei 25°C.

nen Abbildungen aufgetragen.
Abb.19 zeigt das Temperaturverhalten der Assimilation. Bei allen drei Temperaturen beginnt die Assimilation sofort mit Beginn der SO_2 Zufuhr nachzulassen. Der Assimilationsrückgang ist anfangs am größten und schwächt sich im Verlauf der Begasung ab. Der Grad der Abschwächung ist stark temperaturabhängig. So werden z.B. 50% Assimilationsschädigung bei 5°C schon nach 8 Stunden erreicht, bei 15°C nach 23 Stunden und bei 25°C erst nach 52 Stunden. Die Assimilation wird mit steigenden Temperaturen weniger geschädigt.
Schon bei gesunden Pflanzen wächst die Atmung stark mit der Temperatur an. Die Pflanzen können deshalb mit

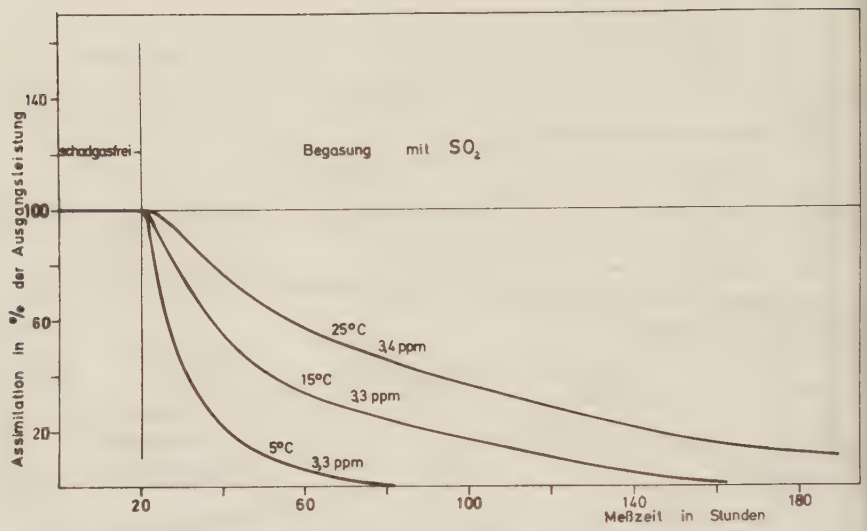

Abb.19: Marchantia polymorpha; Assimilationsschädigung in Abhängigkeit von der Temperatur bei Begasung mit SO_2.

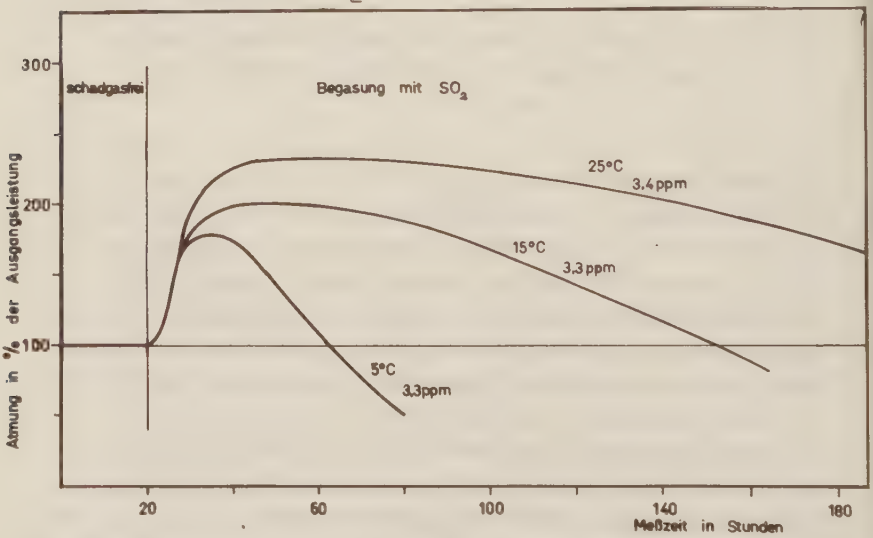

Abb.20: Marchantia polymorpha; Zusammenhang zwischen Atmungsänderung und Temperatur bei Begasung mit SO_2.

steigender Temperatur besser auf Schadgaseinwirkungen reagieren. Dies drückt sich auch in den Atmungsänderungen unter SO_2 Einwirkung aus (Vgl. Abb.20).

Bei den geschädigten Pflanzen wird der Stoffwechsel beschleunigt und die Atmung erhöht sich.
Dabei steigt die Atmung bei höheren Temperaturen nicht nur prozentual, sondern insbesondere auch absolut stärker an (Abb.16 - 18).
Bei höherer Temperatur ist der Stoffwechsel aktiver und anpassungsfähiger. Schädigende Einflüsse werden dadurch abgeschwächt und das Auftreten größerer Schäden verzögert.

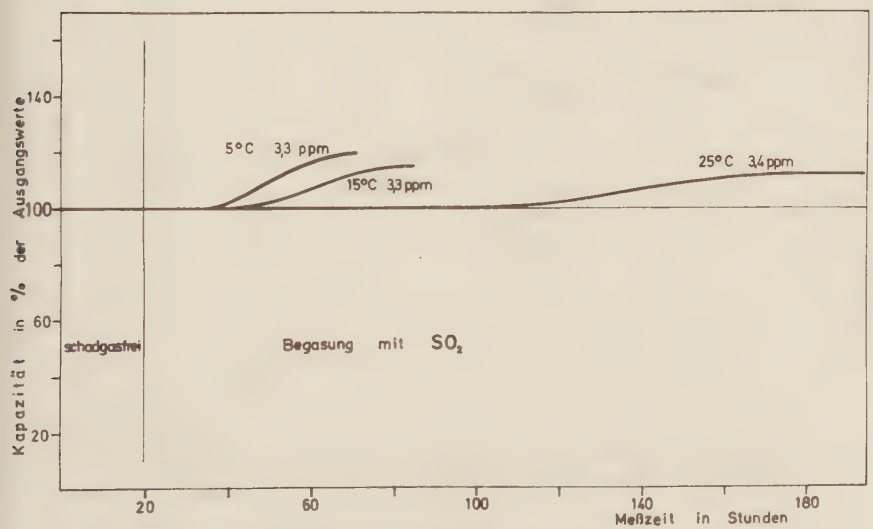

Abb.21: Marchantia polymorpha; Temperaturabhängigkeit der Kapazitätsänderungen bei Begasung mit SO_2.

Sehr deutlich zeigt sich dieser Sachverhalt in Abb.21. Hier ist die Kapazitätsänderung bei verschiedenen Temperaturen aufgetragen.

Charakteristisch ist die erst spät auftretende schwache Kapazitätsänderung bei 25°C. Bei dieser Temperatur zeigten sich erst nach langer SO_2 Einwirkung in grösserem Umfang Schäden an den großen Membranen. Bei 15°C und insbesondere bei 5°C traten die selben Schäden erheblich früher und stärker auf.
Mit den Kapazitätsänderungen sind die in Abb.22 aufgetragenen Widerstandsänderungen eng verknüpft.

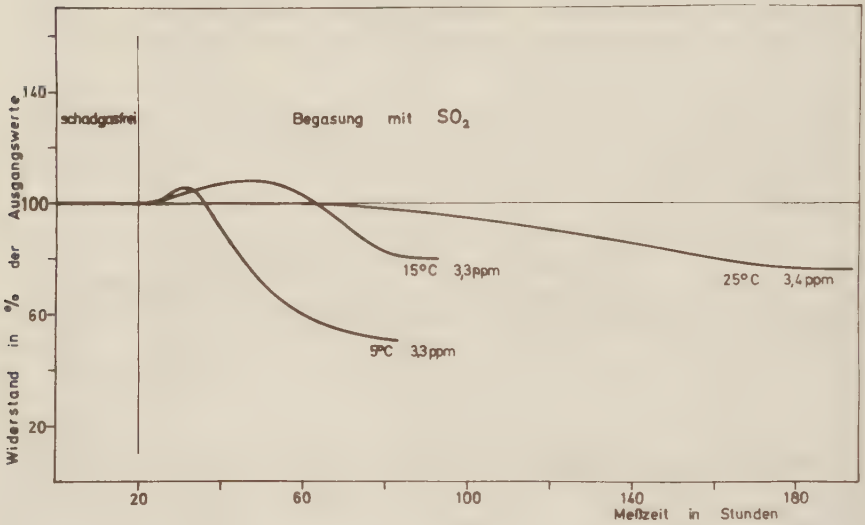

Abb.22: Marchantia polymorpha; Temperaturabhängigkeit der Widerstandsänderungen bei Begasung mit SO_2.

Bei 5°C und 15°C zeigte sich bald nach Beginn der Begasung der schon früher beobachtete Widerstandsanstieg. Mit steigender Temperatur tritt er später auf und ist flacher. Bei 25°C tritt überhaupt kein Widerstandsanstieg mehr auf.
Daraus läßt sich folgendes ablesen. Die Pflanzen versuchen bei tieferen Temperaturen hauptsächlich, das Eindringen der Schadionen in die Zellen zu verhindern.

Die Membranpermeabilität wird verschlechtert, der Widerstand steigt. Bei höheren Temperaturen dagegen erfolgt keine meßbare Permeabilitätsveränderung. Hier versuchen die Pflanzen, die Schadenswirkung hauptsächlich durch intensiv gesteigerte Stoffwechseltätigkeit aktiv abzuschwächen.
Interessant sind in diesem Zusammenhang auch die Begasungszeiten, die benötigt werden, um bei den verschiedenen Temperaturen die 10 000 Lux Kompensationspunkte zu erreichen. Am Kompensationspunkt ist die Nettoassimilation gleich Null. Bei gesunden Pflanzen treten je nach Temperatur Kompensationspunkte von ca. 300 Lux bei 5°C und bis zu 1 500 Lux bei 25°C auf.
Durch SO_2 Schädigung steigen die Kompensationspunkte an. Sie erreichen 10 000 Lux nach 17 Stunden bei 5°C, nach 70 Stunden bei 15°C, nach 37 Stunden bei 25°C. Nach diesen Zeiten ist bei 3,3 bzw. 3,4 ppm SO_2 Einwirkung die Assimilation so weit dezimiert, daß sie nur noch das durch die überhöhte Atmung freigesetzte CO_2 binden kann. Wird über diesen Zeitpunkt hinaus begast, tritt eine negative Produktions - Verbrauchs - Bilanz auf. D.h. trotz starker Beleuchtung wird dann laufend mehr veratmet, als durch Assimilation rückgewonnen werden kann. Die Pflanzen beginnen sich selbst aufzuzehren. Dieser Aufzehrungseffekt tritt besonders bei hohen Temperaturen auf. Die hohe Grundatmung, die sich bei Schädigung noch kräftig verstärkt, läßt sehr rasch die Produktionsbilanz negativ werden.
Zusammenfassend läßt sich folgendes sagen:

1) Die Reaktion auf SO_2 Einflüsse ist bei verschiedenen Temperaturen unterschiedlich. Bei tiefen Temperaturen ist die Pflanze ausschließlich durch die direkte Schadwirkung bedroht. Die direkte Schadwirkung nimmt mit steigender Temperatur ab. Die Pflanzen mindern die Wirkung durch Einsatz geeigneter Stoffwechselaktivitäten. Gleichzeitig bedrohen sie

dadurch ihre Produktions - Verbrauchs - Bilanz. Wird sie negativ, droht Zerstörung durch Aufzehrung.

2) Die direkt auftretenden Schäden verstärken sich bei Erhöhung der Konzentration und bei abnehmenden Temperaturen.

6 Begasung mit NO_2

In unserer Atmosphäre beträgt die natürliche Konzentration der Stickstoffoxide ca. 0,015 ppm (THOMAS 1951). Diese Mengen sind sehr gering und praktisch nie toxisch. Ganz anders ist es mit den antropogenen Stickstoffoxiden.

Stickstoffoxide treten überall dort auf, wo Luft stark erhitzt wird. Bei sämtlichen Verbrennungsprozessen fallen deshalb Stickstoffoxide an. Die auftretenden Konzentrationen sind regional stark unterschiedlich. Die erzeugte Stickoxidmenge ist, im Gegensatz zu SO_2, entscheidend vom Verbrennungsprozess abhängig. Mit steigender Temperatur und steigendem Druck wächst die Menge der anfallenden Stickoxide rasch an (BRAGG 1971). Der Kraftfahrzeugverkehr stellt vor den Großverbrennungsanlagen der Elektrizitätserzeugung die Hauptquelle für Stickstoffoxide dar. Da mit Temperatur und Druck (z.B. hochverdichtete Motoren) neben der Stickstoffoxidmenge auch gleichzeitig der Wirkungsgrad und damit die Wirtschaftlichkeit ansteigt, ist bei Stichstoffoxiden, anders als beim SO_2, weiterhin mit einem stürmischen Anwachsen zu rechnen (GRUMM 1973). Der Zuwachs wird dabei hauptsächlich in den verkehrsreichen Ballungsräumen und in der Umgebung energieintensiver Großanlagen erfolgen.

Bei allen Oxidationsreaktionen entsteht primär Stickstoffmonoxid (NO). Bei Abkühlung wird es jedoch sofort durch den vorhandenen Luftsauerstoff zu Stickstoffdioxid (NO_2) aufoxidiert (BRAGG 1971). Das biologisch wirksame Stickstoffoxid ist somit ausschließlich NO_2. Seine Wirkungen sollen im folgenden untersucht werden.

Im Gegensatz zum SO_2 befaßte man sich bislang recht wenig mit den Wirkungen der Stickstoffoxide auf Pflanzen. Es liegen nur wenige Arbeiten über NO_2 vor. Bekannt ist, daß Pflanzen gegnüber NO_2 erheblich resistenter sind als gegen SO_2 (THOMAS 1951). Trotzdem streuen die schädigenden Konzentrationen je nach Gattung und Art sehr stark (BENEDIKT & BREEN 1955; MIDDLETON, DARLEY & BREWER 1958).
TAYLOR und EATON (1965) beobachteten bei Begasung mit niederen Konzentrationen bei Bohnen und Tomaten eine Steigerung des Chlorophyllgehaltes. Trotzdem traten nach einigen Tagen Wachstumsverminderungen auf. Die NO_2 Absorption war tags größer als nachts.
BUSH et al. (1962) stellten bei Begasung mit hohen NO_2 Konzentrationen rasch sichtbare Blattschäden, Chlorosen und Nekrosen fest. Sie führten die beobachteten Schäden auf die oxidierende Wirkung des NO_2 zurück, da ähnliche Schäden bereits bei Ozoneinwirkung festgestellt worden waren. KÄNDLER und ULLRICH (1964) beobachteten, daß Carotinoide besonders empfindlich auf nitrose Gase reagieren. Vor allem Carotin selbst wird sehr schnell von NO_2 angegriffen. Im nachfolgenden sollen besonders die Aspekte der NO_2 Schädigung untersucht werden, die mit Hilfe von CO_2 Gaswechsel- und Leitfähigkeitsmessungen erfaßt werden können.

a) Verschiedene Konzentrationen

Als erstes wurde die Empfindlichkeit von Marchantia

auf verschiedene NO_2 Konzentrationen bei 15°C untersucht. Zu diesem Zweck wurden nur Assimilation und Atmung mit dem URAS gemessen. Ein Meßdurchlauf dauerte 24 Stunden.
Nach dem Einbau in die Küvette wurde während der ersten 6 Stunden Assimilation und Atmung im ungeschädigten Zustand festgestellt. Dann wurde 2,5 Stunden mit NO_2 begast. Anschließend folgte eine schadgasfreie Erholungszeit von 15,5 Stunden. Um ein Maß für die Schädigung zu gewinnen, wurde der Assimilationswert, der sich am Ende der Erholungszeit einstellte, mit der Ausgangsassimilation verglichen. In Abb.23 wurde dieser Assimilationsrest in Prozent der Ausgangsassimilation gegen die Begasungskonzentration aufgetragen.

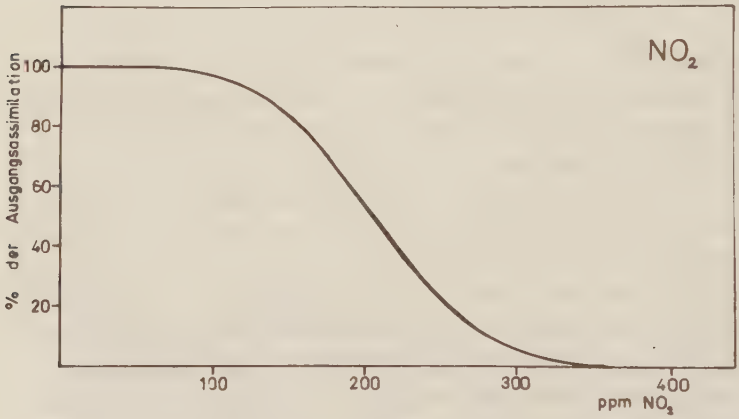

Abb.23: Marchantia polymorpha; Assimilation in Prozent des Anfangswertes nach 2,5 stündiger Begasung und anschließender 15,5 stündiger schadgasfreier Erholung.

Es zeigte sich, daß erst ab ca. 80 ppm eine nennenswerte Assimilationsänderung einsetzt. Mit steigender

Konzentration wächst die Schädigung rasch an. Bei 200 ppm wird ungefähr 50% Schädigung erreicht. Und ab 320 ppm wird die Assimilation in 2,5 Stunden vollständig zerstört. So daß auch 15,5 Stunden nach der Begasung keine Assimilation mehr festgestellt werden kann.

b) Regenerationsverhalten

Im Zusammenhang mit der konzentrationsabhängigen Assimilationsschädigung stellt sich folgende Frage:
Liegt unmittelbar nach Beendigung der 2,5 stündigen Begasung der volle Endschaden vor? D.h. verstärkt sich die Assimilationsschädigung nach Abschluß der Begasung, bleibt der Schade voll erhalten oder regeneriert sich die Assimilation wieder teilweise?
Abb.24 zeigt den Zusammenhang von Assimilation und Atmung bei Begasung mit 150 ppm und 235 ppm NO_2.
Auffällig ist, daß bei beiden Konzentrationen die Assimilation rasch abfällt und bei Begasungsende ihren tiefsten Wert erreicht. Bei 235 ppm kann beim Abschalten der Begasung keine Assimilation mehr festgestellt werden. Anschließend steigt die Assimilation wieder erheblich an. In Prozent der Ausgangsassimilation gemessen ergibt sich: Bei 150 ppm, bei Begasungsende 17% und nach 15,5 Stunden wieder Erholung auf 85%. Bei 235 ppm, bei Begasungsende 0% und nach 15,5 Stunden Erholung auf 30%.

Die eingangs gestellte Frage läßt sich damit beantworten. Die Assimilation ist je nach Schädigung mehr oder weniger regenerierbar. Sie erholt sich im Anschluß an die Schädigung am stärksten und strebt dann einem neuen Sättigungswert zu. In den aufgezeichneten 15,5 Stunden wird dieser Wert meist nicht voll erreicht. Besonders bei höheren Konzentrationen dauern die Regenerationsvorgänge länger.
Die Atmung steigt während der Begasung je nach Kon-

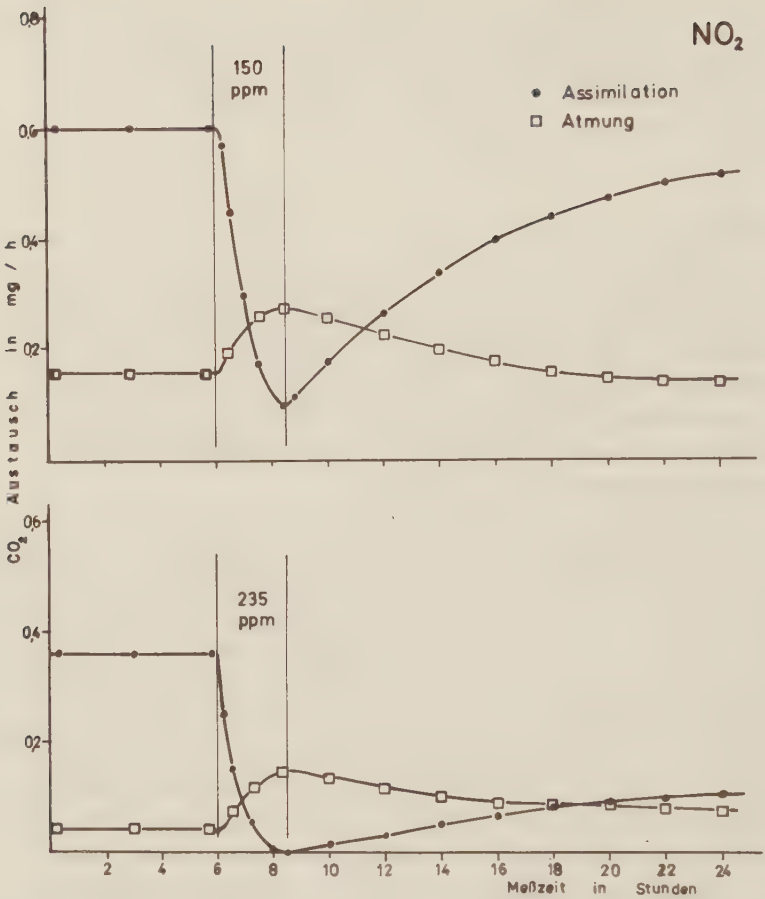

Abb.24: Marchantia polymorpha; Assimilation und Atmung bei 2,5 stündiger Begasung mit: oben 150 ppm NO_2 und unten 235 ppm NO_2.

zentration mehr oder weniger stark an. Nach Abschaltung des Schadgases sinkt sie wieder ab.
Die Stoffwechselvorgänge in den Zellen normalisieren sich wieder. Diese Normalisierung dauert um so länger,

je größer die Schäden sind, d.h. je höher die Begasungskonzentration war. Im Vergleich zur Assimilation erreicht die Atmung rascher einen neuen Festwert.
Für niedrige bis mittlere Konzentrationen genügen die aufgezeichneten 15,5 Stunden zur vollständigen Normalisierung der Atmung. Der sich neu einstellende Dauerwert liegt je nach Schädigung nahe beim Ausgangswert oder darunter.
Rein farblich wurde an den Pflanzen bei niederen Konzentrationen praktisch kein Unterschied vor und nach der Begasung festgestellt. Bei höheren Konzentrationen traten Farbänderungen in Richtung gelbgrün bis gelb auf, was, wie auch schon von BUSH et al. (1962) beobachtet, auf chlorotische Veränderungen bei hohen Konzentrationen hinwies.
In diesem Zusammenhang soll auch das Regenerationsverhalten von NO_2 und SO_2 miteinander verglichen werden. Wie aus Abb.15 ersichtlich, ergibt sich bei Begasung mit SO_2 als sofort auftretende Schädigung eine Verschlechterung der Assimilation und eine Steigerung der Atmung. Die primären Wirkungen sind also bei NO_2 und SO_2 gleich. Ähnlich ist auch die nach Abschaltung der Begasung einsetzende schadensabhängige Normalisierung der Atmung.
Stark verschieden ist dagegen das Verhalten der Assimilation. Bei NO_2 Einwirkung tritt, insbesondere bei leichten Schäden, eine weitgehende Regeneration auf. Das hat zur Folge, daß in Abständen aufeinanderfolgende Schadwirkungen, die in der Natur an gefährdeten Standorten bei ungünstigen Witterungsverhältnissen möglich sind, im Fall von NO_2 weitgehend abgefangen werden.

Ganz anders verhält es sich, wenn die Assimilation durch SO_2 geschädigt worden ist. Auch eine geringere Assimilationsverminderung bleibt bestehen. Eine Regeneration erfolgt kaum. Aufeinanderfolgende, auch geringe, Schädigungen summieren sich.

Bei empfindlichen Pflanzen (z.B. Flechten) wird deshalb schnell die Assimilations - Atmungsbilanz negativ und es kommt zum Tod durch Veratmung.

c) Temperatureinfluß

Bei den nachfolgenden Messungen sollte hauptsächlich der Zusammenhang von Temperatur und NO_2 Einwirkung auf Pflanzen untersucht werden.
Analoge Messungen sind, wie in Kapitel 5c beschrieben, auch mit SO_2 durchgeführt worden.
Gemessen wurden Widerstand, Kapazität, Assimilation und Atmung. Abb.25 zeigt eine Untersuchung bei 5°C, Abb.26 bei 15°C und Abb.27 bei 25°C.

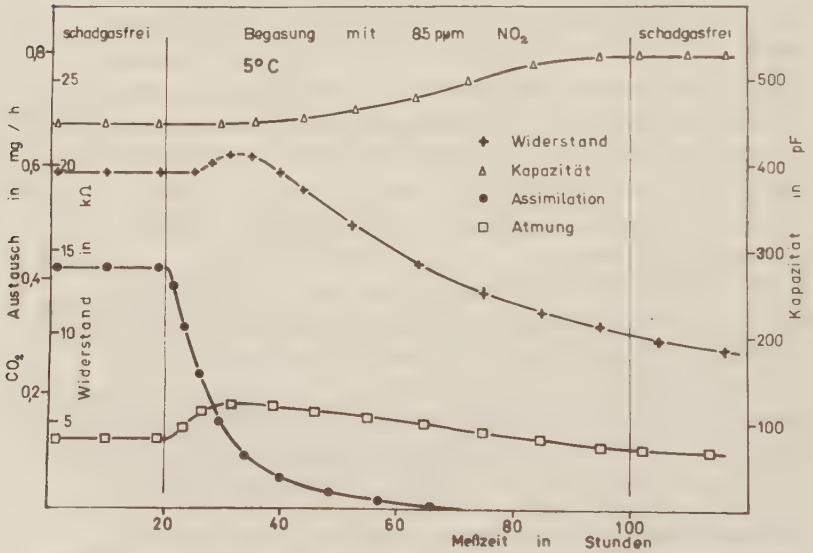

Abb.25: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Begasung mit 85 ppm NO_2 bei 5°C.

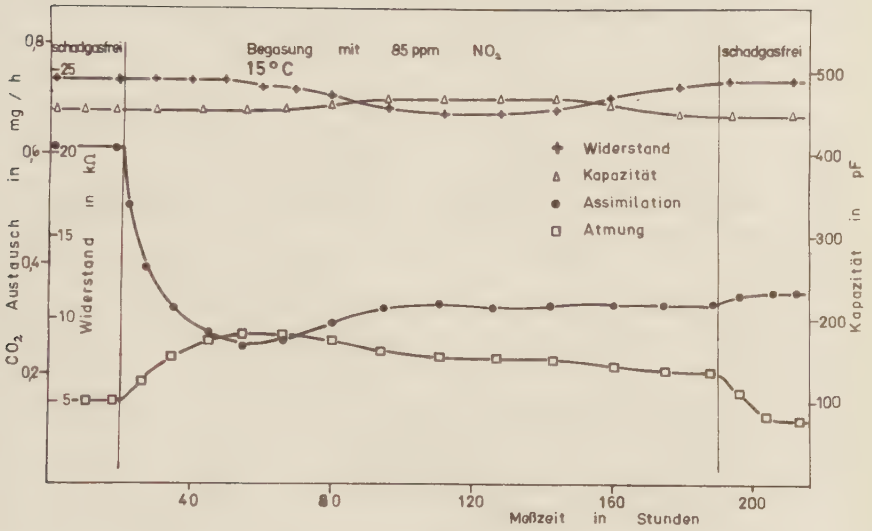

Abb. 26: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Begasung mit 85 ppm NO_2 bei 15°C.

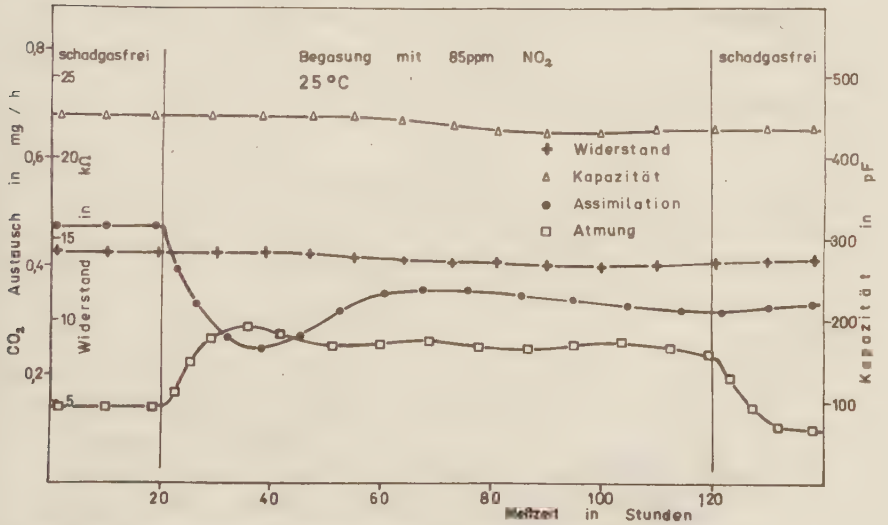

Abb.27: Marchantia polymorpha; Assimilation, Atmung, Kapazität und Widerstand bei Begasung mit 85 ppm NO_2 bei 25°C.

Begast wurde einheitlich mit der für Marchantia relativ geringen Konzentration von 85 ppm.
Wie man sieht, treten stark unterschiedliche Schädigungen auf. Nur bei der 5°C Messung (Abb.25) kommt es zu den schon vom SO_2 her bekannten Schadensmerkmalen wie stetiger Assimilationsdepression, Atmungsanstieg und nach längerer Begasungsdauer Kapazitätssteigerung und Widerstandsabsenkung.
Um Ausmaß und zeitliche Abfolge der auftretenden Assimilations-, Atmungs-, Kapazitäts- und Widerstandsänderung besser beurteilen zu können, werden diese Meßgrößen für alle drei Temperaturen gemeinsam in einzelnen Abbildungen aufgetragen. Wie bereits beim SO_2, erfolgt die Auftragung in % der Ausgangswerte.
Das interessanteste Verhalten zeigt die Assimilation. Ihr Temperaturverhalten ist in Abb.28 aufgetragen.

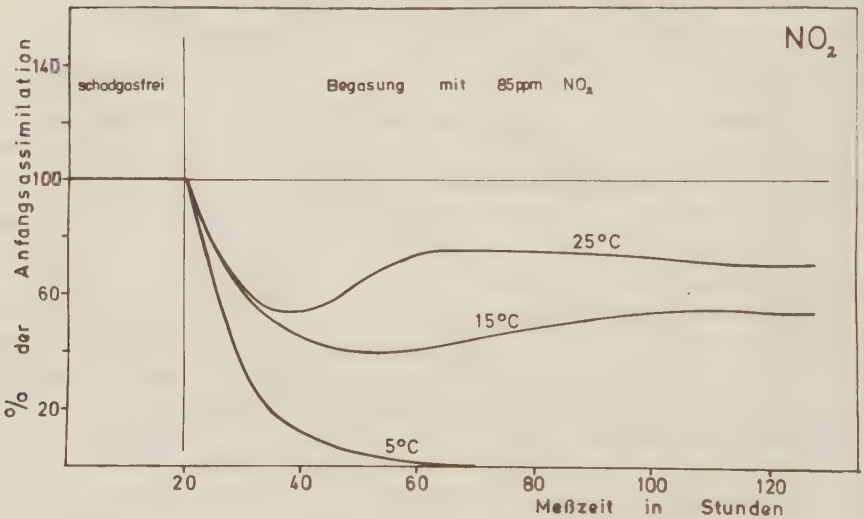

Abb.28: Marchantia polymorpha; Assimilationsänderung in Abhängigkeit von der Temperatur bei Begasung mit 85 ppm NO_2.

Bei allen Temperaturen beginnt die Assimilation sofort mit Beginn der NO_2 Zufuhr nachzulassen. Aber nur bei 5°C nimmt sie stetig weiter ab. Bei den höheren Temperaturen durchläuft sie einen Minimalwert und steigt dann wieder auf einen neuen, relativ festen Wert an. Bei 15°C wird nach 17 Stunden ein Minimum von 40% der Ausgangsassimilation durchschritten. Der neue Dauerwert beträgt 55% und wird nach ca. 80 Begasungsstunden erreicht.
Bei 25°C liegt das Minimum bei 54% und der neue Dauerwert bei ca. 70 - 75%. Die Werte werden nach ca. 17 bzw. 40 Stunden erreicht.
Es zeigt sich, daß mit steigender Temperatur die Pflanzen besser und rascher in der Lage sind, sich auf die angewendeten NO_2 Konzentrationen einzustellen.
Daß das Einstellen auf das NO_2 mit großem Energieverbrauch verbunden ist, zeigt Abb.29.

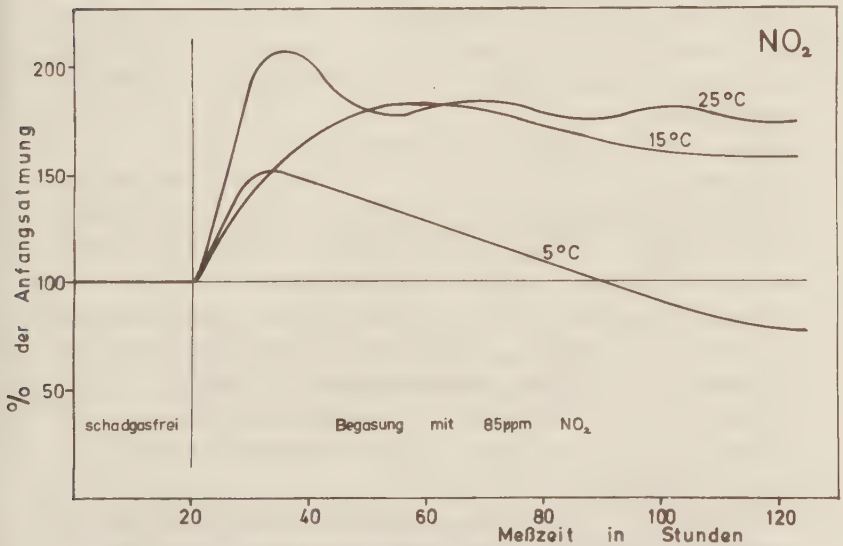

Abb.29: Marchantia polymorpha; Zusammenhang zwischen Atmungsänderung und Temperatur bei Begasung mit 85 ppm NO_2.

In dieser Abbildung ist das Temperaturverhalten der Atmung unter NO_2 Einfluß aufgetragen.
Bei 15° und 25°C zeigt die Atmung vergleichbares Verhalten. In beiden Fällen erreicht sie einige Zeit nach Begasungsbeginn ein Maximum und bleibt in der darauf folgenden Zeit stark erhöht. Das Atmungsmaximum tritt zeitgleich mit dem bereits erwähnten Assimilationsminimum auf. Aus dem Assimilations- und Atmungsverlauf zeigt sich, daß ein Fortschreiten, insbesondere der anfänglichen Assimilationsschädigung, durch einen geeignet aktivierten Stoffwechsel in den Zellen verhindert wird.
Mit steigender Temperatur erfolgt diese Aktivierung schneller und intensiver. Und entsprechend geringer fallen die beobachteten Schäden aus.
Ganz anders ist das Verhalten bei 5°C. Hier traten die schon beim SO_2 beobachteten Verhältnisse auf. Die Atmung steigt zwar zu Beginn rasch an. Dem schädigenden Einfluß des NO_2 kann jedoch hier durch den Stoffwechsel nicht ausreichend begegnet werden. Es kommt zu schweren Schäden und in deren Folge sinkt die Atmung unter ihren Ausgangswert ab.
Daß bei 5°C ein anderes Verhalten als bei höheren Temperaturen vorliegt, zeigt sich auch an den Kapazitäts- und Widerstandsänderungen. Ihr Temperaturverhalten ist in Abb.30 aufgetragen. Bei 5°C zeigt sich der typische, schon bei SO_2 beobachtete, Schadensablauf.
Anfangs verringert sich die Permeabilität der Membranen. Der Widerstand steigt an. Im weiteren Verlauf kommt es zunehmend zu größeren Membranschäden, in deren Folge die in Zellsaft und Plasma befindlichen Ionen auslaufen. Dies äußert sich in Kapazitätsanstieg und starker Widerstandsabsenkung.
Anders bei 15°C und 25°C. Hier ändern sich weder Widerstand noch Kapazität signifikant. Daraus läßt sich schließen, daß weder beim Plasmalemma noch beim Tonoplast entscheidende Permeabilitätsänderungen auftraten.

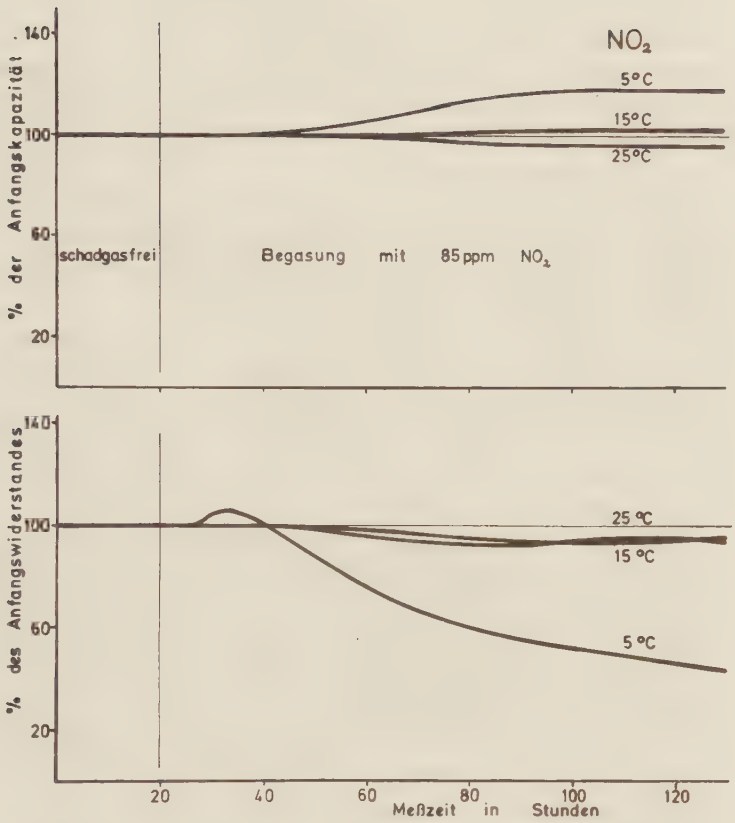

Abb.30: Marchantia polymorpha; Temperaturabhängigkeit
oben: der Kapazitätsänderungen
unten: der Widerstandsänderungen, bei Begasung mit 85 ppm NO_2.

d) Anpassung und Schadensverhinderung

Insgesamt betrachtet sind die temperaturbedingten Un-

terschiede im Verhalten auf NO_2 Einwirkungen größer als bei SO_2. Mit steigender Temperatur reagieren die Zellen schneller auf Schadwirkungen.
Dabei stellt sich die Frage: Wird bei höheren Temperaturen die NO_2 Einwirkung besser toleriert? Tritt also eine Anpassung in dem Sinn ein, daß die protoplasmatische Resistenz ansteigt?
Oder tritt nur eine Anpassung der Art ein, daß ein Fortschreiten der Schäden verhindert wird? Anpassung würde im zweiten Fall den Aufbau eines geeigneten Verteidigungsmechanismus bedeuten (LEVITT 1958).
Ein Blick auf die Atmungskurven (Abb.29) macht deutlich, daß während der NO_2 Einwirkung die Stoffwechseltätigkeit stark erhöht ist. Gleichzeitig zeigt sich aus Abb.26 und Abb.27, daß die Atmung nach Abschaltung der NO_2 Zufuhr relativ rasch abnimmt und einem neuen Wert zustrebt, der geringer ist als der Atmungswert vor der Begasung. Daraus läßt sich schließen, daß mit steigender Temperatur nicht die protoplasmatische Resistenz ansteigt. Vielmehr erfolgt die Anpassung durch den Aufbau eines geeigneten Stoffwechselmechanismus, der die Schädigung ständig am Wirksamwerden hindert.
Welche Unterschiede zwischen angepaßten und nicht angepaßten Zellen bestehen, zeigt Abb.31. Begast wurde bei 25°C mit 100 ppm NO_2. A zeigt das Assimilationsverhalten einer nicht vorbehandelten Pflanze. Die Assimilation fällt innerhalb von 5 Stunden auf 20% ihrer Ausgangsleistung ab. Ein erheblich günstigeres Verhalten zeigt eine mit 85 ppm NO_2 50 Stunden vorbereitete Pflanze. Hier sinkt die Assimilation praktisch nicht. Nach 5 Stunden werden immer noch 98% der Ausgangsleistung erreicht.
Im Gegensatz dazu steht das Verhalten auf SO_2. Bei SO_2 Einwirkung sind die Pflanzen auch bei höheren Temperaturen nicht in der Lage, eine ähnlich schützende Stoffwechselaktivierung zu erreichen.

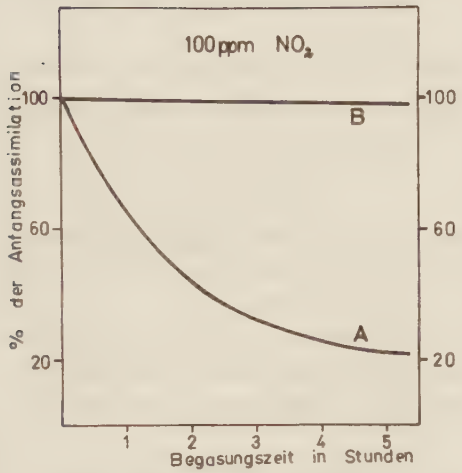

Abb.31:
Marchantia polymorpha; Assimilationsänderung in Prozent bei Begasung mit 100 ppm NO_2.
A) Nicht vorbehandelte Pflanzen
B) 50 Stunden mit 85 ppm vorbehandelte Pflanzen.

Damit im Zusammenhang steht auch, wie bereits erwähnt, die unterschiedliche Regenerierbarkeit von NO_2 und SO_2 Schäden. Geringe in Abständen erfolgende NO_2 Schäden werden weitgehend wieder beseitigt. Geringe in Abständen erfolgende SO_2 Schäden dagegen summieren sich auf. Diese unterschiedlichen Verhaltensweisen sind mitverantwortlich dafür, daß SO_2 für Pflanzen erheblich gefährlicher ist als NO_2.

e) Zeitverhalten und Art der Assimilationsschädigung

Abschließend soll noch kurz das Zeitverhalten der unter NO_2 Einwirkung auftretenden Änderungen der Meßgrößen diskutiert werden.
Ein Blick zurück auf Abb.25 zeigt, daß sich unter NO_2 Einwirkung bei 5°C die selben zeitlichen Korrelationen für die Meßgrößen wie bei SO_2 ergeben.

Sofort bei NO_2 Zufuhr beginnt die Assimilation abzusinken und die Atmung steigt an.
Der Widerstand bleibt zunächst unverändert und steigt erst später kurzfristig an, um zu dem Zeitpunkt wieder abzufallen, an dem die Kapazität sich erhöht.
Aus den Zusammenhängen der einzelnen Meßgrößen läßt sich schließen, daß die Assimilationsschädigung bei NO_2 ebenfalls nicht über den Umweg von Membranschäden auftritt. Vielmehr erfolgt sie, wie auch beim SO_2, durch direkte Einwirkung auf das Enzymsystem.
Weitere Hinweise dafür sind: Bei höheren Temperaturen treten trotz anfänglicher Assimilationsschäden keine nennenswerten Widerstands- oder Kapazitätsänderungen auf.
Es werden offensichtlich mit steigenden Temperaturen schneller wirkungsvolle Stoffwechselmechanismen aufgebaut, die Schäden durch NO_2 Begasung verhindern.
Nach Schadgasabschaltung schreitet die Assimilationsschädigung nicht weiter fort. Vielmehr beginnt die Assimilation sofort wieder anzusteigen. Es zeigt sich ein ausgeprägtes Regenerationsverhalten.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Untersucht wurde Marchantia polymorpha unter Einwirkung von Schadgasen. Die hauptsächlich verwendeten Schadgase waren SO_2 und NO_2, in geringerem Umfang auch Propan und Formaldehyd.

2) Assimilation, Dunkelatmung, ohmscher Widerstand und Kapazität wurden gleichzeitig gemessen.

3) Durch geeignete Vorbereitung und Küvettierung des Pflanzenmaterials waren 10-tägige Dauermessungen ohne Vitalitätsverluste möglich.

3) Es wurde ein elektrisches Ersatzschaltbild der Zellen vorgestellt und das elektrische Verhalten der einzelnen Zellbestandteile interpretiert. Besondere Berücksichtigung fanden dabei die Membranen, Plasmalemma und Tonoplast. Die Membranen verhalten sich elektrisch wie undichte Kondensatoren.
Durch Grenzwertüberlegungen wurde der durch die Zellwände fließende Stromanteil abgeschätzt.

4) Das Temperaturverhalten der Leitfähigkeit ist hauptsächlich durch die Membranen bedingt. Bei 50°C tritt ein Leitfähigkeitsknick auf. Die Membranen werden durch Temperaturschädigung undicht und auslaufende Ionen führen dann zu schneller Widerstandsabsenkung.

5) Untersuchungen mit den nichtionenbildenden Gasen Propan und Formaldehyd zeigten, daß Propan selbst bei höchsten Konzentrationen keine Schäden verursacht. Formaldehyd dagegen führte selbst bei kurzen Begasungen mit geringen Konzentrationen zu Schäden. Die Assimilation fiel ab. Die Atmung stieg an. Die

Membranen verringerten ihre Permeabilität, was sich in einem Widerstandsanstieg äußerte. Nach kurzdauernder Schädigung kam es, mit Ausnahme der Assimilation, zu weitgehender Erholung der übrigen Funktionen.

6) SO_2 und NO_2 können in wässriger Lösung Ionen bilden. Es konnte gezeigt werden, daß bei den verwendeten Konzentrationen keine Leitfähigkeitsverfälschung durch die Schadgase selbst erfolgte.

7) SO_2 bewirkte bei den angewendeten Konzentrationen in allen Temperaturstufen sofort stetige Assimilationsdepression und Atmungserhöhung. Membranschäden traten erst nach längerer Begasung auf.

8) Aus dem Zeitverhalten von Assimilationsschädigungen, Atmungs- und Leitfähigkeitsveränderungen kann sowohl bei SO_2 als auch bei NO_2 geschlossen werden, daß die Assimilationsschäden durch direkte Schädigung des Enzymsystems und nicht auf dem Umweg über Membranschäden erfolgen müssen.

9) Die Schadenswirkung ist bei SO_2 weniger temperaturabhängig als bei NO_2.
Im Fall des SO_2 traten bei allen Temperaturen ähnliche Schadensymtome auf. Mit steigenden Temperaturen tritt ein stark erhöhter Stoffwechsel auf. Das verzögert zwar die Assimilationsabsenkung, verhindert sie aber nicht. Einer, bei tiefen Temperaturen mehr durch direkte Schädigung bedingten, Zerstörung steht dann bei hohen Temperaturen hauptsächlich Zerstörung durch Veratmung gegenüber.
NO_2 zeigt bei tiefen Temperaturen ein dem SO_2 analoges Verhalten. Mit steigenden Temperaturen dagegen werden Stoffwechselmechanismen aktiviert, die eine weitere Schädigung verhindern.

10) Aufeinanderfolgende Belastungen summieren sich bei SO_2 leicht zu letalen Wirkungen.

11) NO_2 Schäden dagegen können nicht nur besser aktiv verhindert werden, sondern auch bereits aufgetretene NO_2 Schäden werden viel leichter wieder beseitigt. Die Pflanzen besitzen ein großes Regenerationsvermögen für NO_2 Schäden.

12) Diese Zusammenhänge machen neben der höheren Toxizität (SO_2 wirkt in geringeren Konzentrationen) SO_2 viel gefährlicher und damit zu einem erheblich bedeutenderen Schädigungsfaktor als NO_2.

LITERATURVERZEICHNIS

BENEDICT, H. M. and W. H. BREEN (1955): Use of weeds as a means of evaluating vegetation damage caused by air pollution. Proc. Natl. Air Pollution Symp., 3rd Symp., Passadena, Calif.

BENSON, A. A. (1966): On the orientation of lipoids in chloroplasts and cell membranes. J. American Oil Chem. Soc. Jaocs 43, 265 - 270.

BLOKKER, P. C. (1973): Recent Air Pollution Problems. In: COULSTON/KORTE: Environmental Quality and Safety. Bd. 2, 38 - 46. Georg Thieme Verlag Stuttgart.

BOSIAN, G. (1955): Über die Vollautomatisierung der CO_2 Assimilationsbestimmung und zur Methodik des Küvettenklimas. Planta 45, 470 - 492.

- (1960): Zum Küvettenklimaproblem: Beweisführung für die Nichtexistenz zweigipfliger Assimilationskurven bei Verwendung von auf Standortsklima regulierten Küvetten. Flora 149, 167 - 188.

BOX, J. E. and E. R. LEMON (1958): Preliminary field investigations of electrical resistance - moisture stress relations in cotton and grain sorghum plants. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 22, 193 - 196.

BRAGG, J. (1971): The formation and control of Oxides of Nitrogen in air pollution. In Air Pollution Control, Part I ed. by W. STRAUSS. Wiley - Interscience, New York.

BRANDT, C. S. (1968): In Air Pollution Vol. I. ed. by A. C. STERN, Academic Press, New York - London.

BUSH, A. F., R. A. GLATER, J. DYNER and G. RICHARDS (1962): The effect of engine exhaust on the atmosphere when automobiles are equipped with afterburners. Dept. Eng. Report No 62 - 63, Univ. of Calif., L.A. 1 - 35

COLE, K. S. (1941): Impedance of single cells. Tabulae Biologicae, Cellula, Pt. 2 B, 24 - 27.

- (1959): The electric structure and function of cells. Proc. 1st Natl. Biophys. Conf., New Haven, Yale Univ. Press, 332 - 347.

- (1968): Membranes, Ions and Impulses. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

DANIELLI, J. F. and H. DAVSON (1935): A contribution to the theory of permeability of thin films. J. cellul. comp. Physiol. (Am.) 5, 495 - 508.

D F G (1973): Deutsche Forschungsgemeinschaft Mitteilungen, Umweltforschung 2 / 73.

ELLENBERG, H. (1973): Zur Definition, Systematisierung und Planung der Umweltforschung in der Deutschen Forschungsgemeinschaft. DFG Mitteilungen, Umweltforschung 2 / 73

FÖRSTER, K. (1927):Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei Marchantia polymorpha Planta 3, 325 - 390.

GELFAN, S. (1928): The elektrical conductivity of protoplasma. Protoplasma (Wien) 4, 192 - 200.

GELLHORN, E. (1927): Ionenwirkung und Zelldurchlässigkeit. Protoplasma 1, 589 - 609.

GLERUM, C. (1962): Temperature injury to conifers measured by electrical resistance. Forest Sci. 8, 303 - 308.

GREENHAM, C. G. (1966): The relative electrical resistances of the Plasmalemma and Tonoplast in higher plants. Planta 69, 150 - 157.

GRINDON, L. H. (1859): The Manchester Flora. London.

GRÜMM, H. (1973): Die Energieversorgung der Menschheit. - Quellen und Wirkungen -. In Bewältigung des Fortschritts S. 28 - 34. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.

HELLERSTEIN, D. (1968): Passive membrane potentials. A generalisation of the theory of Electrotonus. Biophysic. J. 8, 358 - 379.

HENZE, J. (1967): Untersuchungen über die Anwendung von Leitfähigkeitsmethoden zur Bestimmung der Frostresistenz von Obstgehölzen. Angew. Bot. 40, 6, 249 - 274.

HODGKIN, A. L. and R. D. KEYNES (1953): The mobility and diffusion coefficient of potassium in giant axons from Sepia. J. Physiol., 119, 513 - 528.

- (1957): Movements of labelled calcium in squind giant axons. J. Physiol. 138, 253 - 281.

HURKA, H. und S. WINKLER (1973): Statistische Analyse der rindenbewohnenden Flechtenvegetation einer Allee Tübingens. Flora 162, 61 - 80.

KÄNDLER, U. und H. ULLRICH (1964): Nachweis von NO_2 Schäden an Blättern. Naturwiss. 51, 518.

KATZ, B. (1971): Nerv, Muskel und Synapse. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

KIRMAIER, N. und A. REIS (1973): Füllstandsmessung in Röhren und Kapillaren. GIT Fachz. Lab. 17, 923 - 926.

KOHLRAUSCH (1968): Praktische Physik. Bd. 2. B.G. Teubner Verlag, Stuttgart.

KREEB, K. (1963): Untersuchungen zum Wasserhaushalt der Pflanzen unter extrem ariden Bedingungen. Planta 59, 442 - 458.

- (1966): Die Registrierung des Wasserzustandes über die elektrische Leitfähigkeit der Blätter. Ber. dtsch. bot. Ges., 79, 150 - 162.

- (1972): Biologisch-ökologische Indikation von Umweltschäden im Raum Stuttgart - Eßlingen. Bericht zum Forschungsprojekt, Hohenheim.

- and R. ABDELALL (1973): Water relations, measured as electrical resistance of leaves, and its relation to plant growth and production. Ecology and Conservation 5. Unesco 1973

- und W. BOGNER (1967): Untersuchungen zu den osmotischen Zustandsgrößen. III: Saugspannung, osmotisches Potential und elektrische Leitfähigkeit der Blätter. Planta, 75, 358 - 361.

LANGE, O. L. (1962): Eine "Klapp - Küvette" zur CO_2- Gaswechselregistrierung an Blättern von Freilandpflanzen mit dem URAS. Ber. dtsch. Bot. Ges. 75, 41 - 50.

LEVITT, J. (1958): Frost, drought, and heat resistance. In L. V. HEILBRUNN and F. WEBER, Protoplasmatologia VIII, 6, Wien.

MÄGDEFRAU, K. (1960): Flechtenvegetation und Stadtklima. Naturwissenschaftliche Rundschau 6, 210 - 214.

MIDDLETON, J. T., E. F. DARLEY and R. F. BREWER (1958): Damage to vegetation from polluted atmospheres. J. Air Pollution Control Assoc. 8, 9 - 15.

NAMKEN, L. N. and E. R. LEMON (1960): Field studies of internal moisture relations of the corn plant. Agronomy J. 52, 643 - 646.

NOWAK, R. (1973): Vegetationsanalytische und experimentell ökologische Untersuchungen über den Einfluß der Luftverunreinigung auf rindenbewohnende Flechten. Dissertation, Tübingen.

NYLANDER, W. (1866): Les lichens du Jardin du Luxenbourg. Bull. Soc. bot. Fr. 13, 346 - 372.

OEHME, F. (1961): Angewandte Konduktometrie. Dr. A. Hüthig, Heidelberg.

OSTERHOUT, W. J. V. (1922): Injury, recovery and death in relation to conductivity and permeability. Philadelphia and London.

OTTAR, B. (1972): Sauere Niederschläge in Skandinavien. Umschau 9, 290 - 291.

PAECH, K. (1941 a): Beitrag zur Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit in lebenden pflanzlichen Geweben. Planta 31, 265 - 294.

- (1941 b): Veränderungen des Plasmas während des Alterns pflanzlicher Zellen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Narkose der Pflanzen. Planta 31, 295 - 348.

ROBERTSON, J. D. (1964): Unit membranes. A review with recent new studies of experimental alterations and a new subunit structure in synaptic membranes. In: M. LOCKE: Cellular membranes in development. Academic Press, New York - London.

RÖMPP, H. (1966): Chemie Lexikon. Frauckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.

SEELICH, H. (1938): Chemie und Physiologie des Eiweißes. Angew. Chemie. 51, 541.

SJÖRSTRAND, F. and L. G. ELFVIN (1964): The granlar structure of mitochoridrial membranes and of cytomembranes as demonstrated in frozen-dried tissue. J. Ultrastruct. Res. 9, 561 - 580.

STEFAN, J. (1928): Der Einfluß von Lichtqualität und Quantität (einschließlich Ultrarot) auf das Wachstum der Brutkörper von Marchantia polymorpha. Planta 6, 510 - 518.

SCHLIPKÖTER, H. W. (1964): Jahrbuch d. Ministerpr. d. Landes Nordrhein-Westfalen, 475 - 503.

TAPER, C. D. and R. S. LING (1961): Estimation of apple rootstock vigor by electrical resistance of living shoots. Can. J. Bot. 39, 1585 - 1589.

TAYLOR, O. L. and F. M. EATON (1966): Suppression of plant growth by Nitrogen Dioxide. Plant Physiol. 41, 132 - 135.

THOMAS, M. D. (1951): Gas damage to plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 2, 293 - 322.

THÜMMLER, R. (1942): Einige Beiträge zur physiologischen Analyse der Rauchschäden. Protoplasma 36, 254 - 315.

TRANQUILLINI, W. (1954): Über den Einfluß von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluß in Küvetten auf die ökologische CO_2-Assimilationsmessung. Ber. dtsch. Bot. Ges. 67, 191 - 204.

VOTH, P. D. (1941): Gemmae-cup production in Marchantia polymorpha and its response to Calcium deficiency and supply of other nutrients. Bot. Gaz. 103, 310 - 325.

- (1943): Effects of nutrient-solution concentration on the growth of Marchantia polymorpha. Bot. Gaz. 104, 591 - 601.

VOTH, P. D. and K. C. HAMNER (1940): Responses of Marchantia polymorpha to nutrient supply and photoperiod. Bot. Gaz. 102, 169 - 205.

WALLHÄUSER, SCHMIDT (1967): Sterilisation, Desinfektion, Konservierung, Chemotherapie. Stuttgart.

WALTER, H. und K. KREEB (1970): Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung, Protoplasmatologia, II C 6, Wien und New York, Springer.

WEIGL, J. und H. ZIEGLER (1962): Die räumliche Verteilung von ^{35}S und die Art der markierten Verbindungen in Spinatblättern nach Begasung mit $^{35}SO_2$. Planta 58, 435 - 447.

WINKLER, S. (1973): Einführung in die Pflanzenökologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

ZIEGLER, I. (1973): The Effekt of Air-Polluting Gases on Plant Metabolism. In: COULSTON/KORTE: Environmental Quality and Safety. 2, 182 - 208. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

Lebenslauf

Am 25.10.1946 wurde ich in Stuttgart geboren.

Von 1953 - 1957 besuchte ich die Volksschule in Affalterbach und in Tamm, anschließend das Gymnasium in Bietigheim, an dem ich 1966 das Abitur ablegte. Im Sommersemester 1966 begann ich an der Universität Stuttgart mit dem Studium, legte 1968 die Vordiplomprüfung und im Januar 1972 die Diplomprüfung in Physik ab.

An der vorliegenden Dissertation arbeitete ich von Anfang 1972 bis Anfang 1974 unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. S. Winkler am Institut für Biologie I der Universität Tübingen, Lehrbereich Spezielle Botanik.

Meine akademischen Lehrer waren insbesondere

in Stuttgart: Dehlinger, Eisenmenger, Fritz, Goubeau, Haken, Hoffmann, Kneser, Lesky, Pick, Pilkuhn, Seidel, Wagner

in Tübingen: Bentrup, Mühleisen, Sander, Schwemmle, Seyffert, Schönnamsgruber, Stumpf, Winkler

Druck: Polyfoto - Dr. Vogt KG
7000 Stuttgart 1, Königstr. 51
Telefon (0711) 29 56 81/29 10 63

Druck: Polyfoto - Dr. Vogt KG
7000 Stuttgart 1, Königstr. 51
Telefon (0711) 29 56 81/29 10 63